

- HILL, R. M. 1947. *The control of body-temperature in white rats*. Am. J. Physiol. 149: 650-656.
- HIMMS-HAGEN, J. 1967. *Sympathetic regulation of metabolism*. Pharmacol. Rev. 10: 367-461.
- HSIEH, A. C. L., L. D. CARLSON. 1957. *Role of adrenaline and noradrenaline in chemical regulation of heat production*. Am. J. Physiol. 190: 243-246.
- C. W. PUN, K. M. LI, K. W. TI. 1966. *Circulatory and metabolic effects of noradrenalin in cold-adapted rats*. Fed. Proc. 25: 1205-1209.
- HUGHES-ORLANDS, F. B., K. F. FINGER, B. B. BRODIE. 1960. *Pharmacological consequences of the selective release of peripheral noradrenalin by syrosingopin (SU 3118)*. J. Pharmac. exp. Ther. 128: 131-139.
- HULL, D. 1966. *The structure and function of brown adipose tissue*. Br. med. Bull. 22: 92-96.
- JOEL, C. D. 1965. *The physiological role of brown adipose tissue*. In: Handbook of Physiology. Section 5: Adipose tissue. 59-85.
- JOHANSSON, B. 1959. *Brown fat: A review*. Metabolism 8: 221-240.
- KLEIBER, M. 1967. *Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier*. Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin.
- KUNTZMANN, R., E. COSTA, G. L. GESSA, B. B. BRODIE. 1962. *Reserpine and guanethidin action on peripheral stores of catecholamines*. Life Sci. 3: 65-74.
- LARSON, A. L., H. E. EDERSTROM. 1962. *Blood glucose changes induced by cold, epinephrine and norepinephrine in dogs of various ages*. Proc. Soc. Exptl. Biol. Med. 110: 131-134.
- LEVY, B., R. P. AHLQUIST. 1961. *An analysis of adrenergic blocking activity*. J. Pharmacol. exp. Ther. 133: 202.
- MALLOW, S. 1963. *Cold effects in rats: plasma and adipose tissue free fatty acid and adipose lipase*. Am. J. Physiol. 204: 157-164.
- MARTIN, R. 1962. *Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker- und Nestflüchter-Ontogenese (Cavia cobaya Schreb. und Rattus norvegicus Erxleben)*. Rev. suisse Zool. 69: 617-727.
- MASORO, E. J. 1966. *Effect of cold on metabolic use of lipids*. Physiol. Rev. 46: 67-101.
- MOORE, R. E. 1964. *Chemical regulation of heat production in the neonate*. Maardschr. Kindergeneesk. 32: 621.
- M. C. UNDERWOOD. 1963. *The thermogenic effects of noradrenalin in new-born and infants kittens and other small mammals*. J. Physiol. Lond. 168: 290-317.
- MOUNT, L. E. 1959. *The metabolic rate of the new-born pig in relation to environmental temperature and to age*. J. Physiol. Lond. 147: 333.
- NOVAK, M., P. HAHN, O. KOLDOVSKY, V. MELICHAR. 1965. *Triglyceride and free fatty acid content of serum, lungs, liver and adipose tissue during postnatal development of the rat. The effect of starvation and olive oil administration*. Physiol. Bohemoslov. 14: 38-45.
- OPITZ, K., H. CHU. 1968. *Zur stoffwechselsteigernden Wirkung der Brenzcatechinamine*. Naunyn-Schmiedebergs Arch. exp. Path. Pharmac. 259: 329-343.
- PERKINS, M., R. L. SIDMAN. 1962. *Effect of reserpine on noradrenalin content of innervated and denervated brown adipose tissue of the rat*. Nature Lond. 193: 137-138.
- PHILIPP, A., H. J. SCHÜMANN. 1962. *Der Einfluss von Guanethidin und Brethylum auf die Freisetzung von Brenzcatechinaminen*. Naunyn-Schmiedebergs Arch. exp. Path-Pharmac. 243: 26-35.

- POCZOPKO, P. 1961. *A contribution to the studies on changes of energy metabolism during postnatal development. I. Development of mechanisms of body temperature regulation in rats.* J. Cell. Comp. Physiol. 57-58: 175-184. Suppl. 1.
- PÖHL, M. 1955. *Zur Pathologie des braunen Fettgewebes im Säuglingsalter.* Öst. Z. Kinderheilk. 11: 12.
- PORTMANN, A. 1962. *Cerebralisation und Ontogenese.* Med. Grundlagenforsch. 4: 1-62.
- RANDLE, P. J., P. B. GARLAND, C. N. HALES, E. A. NEWHOLM. 1963. *The glucose fatty acid cycle. Its role in insulin sensitivity and the metabolic disturbance of diabetes mellitus.* Lancet 1: 785.
- RIMMER, A. D., E. SCHÖNBAUM, E. A. SELLERS. 1962. *Effect of norepinephrine on blood glucose and free fatty acids in cold-adapted rats.* Am. J. Physiol. 203: 95-97.
- ROTHLIN, E. 1946/47. *The pharmacologie of the natural and dihydrogenated alcaloids of ergot.* Bull. Acad. Suisse Sci. Med. 2: 1.
- SCRIABINE, A., S. BELLET, A. KERSHBAUM, L. J. FEINBERG. 1968. *Effect of dihydroergotamine on plasma free fatty acids (FFA) in dogs.* Life Sci. 7: 453-463.
- SIDMAN, R. L., D. W. FAWCETT. 1954. *The effect of peripheral nerve section on some metabolic responses of brown adipose tissue in mice.* Anat. Rec. 118: 487-497.
- SMITH, R. E. 1964. *Thermoregulatory and adaptive behavior of brown adipose tissue.* Science 146: 1686-1689.
- R. J. HOCK. 1963. *Brown fat: Thermogenic effector of arousal in hibernators.* Science 140: 199.
- D. J. HOLIER. 1962. *Metabolism and cellular function in cold acclimatisation.* Physiol. Rev. 42: 60-142.
- B. A. HORWITZ. 1969. *Brown fat and thermogenesis.* Physiol. Rev. 49: 330-425.
- J. C. ROBERTS. 1964. *Thermogenesis of brown adipose tissue in cold acclimated rats.* Am. J. Physiol. 206: 143-148.
- STERN, D. N., R. P. MAICKEL. 1963. *Studies on starvation-induced hypermobilisation of free fatty acids (FFA).* Life Sci. 11: 872-77.
- STOCK, K., E. WESTERMANN. 1965. *Über die Bedeutung des Noradrenalin-Gehaltes im Fettgewebe für die Mobilisierung unveresterter Fettsäuren.* Naunyn Schmiedebergs Arch. exp. Path. Pharmac. 251:465-467.
- SUTHERLAND, E. W., T. W. RALL. 1960. *The relation of adenosine-3,5-phosphate and phosphorylase to the actions of catecholamines and other hormones.* Pharmacol. Rev. 12: 265.
- TAYLOR, P. M. 1960. *O<sub>2</sub>-consumption in newborn rats.* J. Physiol. Lond. 154: 153-168.
- WERKSTEIN, D. R. 1964. *Sympathetic function and development of temperature regulation.* Am. J. Physiol. 206: 823-826.
- WESTERMANN, E. 1967. *Mechanismus und pharmacologische Beeinflussung der endocrinen Lipolyse.* 12. Symposium der Deutschen Gesellschaft für Endocrinologie über „Die Endocrine Regulation des Fettstoffwechsels“ in Wiesbaden April 1966. Berlin, Heidelberg, New-York: Springer.
- WIRSEN, C. 1965. *Distribution of adrenergic nerve fibers in brown and white adipose tissue.* In: Handbook of Physiology. Section 5, Adipose tissue: 197-200.
- ZEISBERGER, E., K. BRÜCK. 1967. *Quantitative Beziehungen zwischen Noradrenalin-Effekt und Ausmass der zitterfreien Thermogenese bei Meerschweinchen.* Pflügers Arch. ges. Physiol. 296: 263-275.
-

Biometrie und Fortpflanzungsbiologie  
der Rötelmaus *Clethrionomys glareolus*  
(Schreber, 1780)  
auf verschiedenen Höhenstufen der Schweiz

von

Caesar CLAUDE

Zoologisches Museum der Universität Zürich

Mit 16 Abbildungen und 16 Tabellen.

INHALT

1. Einleitung . . . . .	436
2. Fang- und Messmethoden . . . . .	439
3. Altersbestimmung . . . . .	440
4. Fangorte . . . . .	441
5. Morphologischer Vergleich der ausgewachsenen Rötelmäuse . . . . .	444
6. Einfluss von Klimafaktoren auf die Morphologie . . . . .	451
7. Dauer der Fortpflanzungsperiode . . . . .	455
8. Wurfzahl und Wurfgrösse . . . . .	462
9. Zahnwurzelwachstum . . . . .	466
10. Alterszusammensetzung und Generationenfolge . . . . .	470
11. Diskussion . . . . .	472
12. Zusammenfassung, Résumé, Summary . . . . .	475
13. Literaturverzeichnis . . . . .	478

## 1. EINLEITUNG

Das wissenschaftliche Interesse an der Rötelmaus der Schweiz begann in der Mitte des 19. Jahrhunderts. 1844 beschrieb SCHINZ die Rötelmaus des Gotthardgebietes als Nagersche Maus, *Hypudaeus nageri*. Diese Erstbeschreibung der westalpinen Rötelmaus ist in Vergessenheit geraten; denn MILLER (1912),



Die Nagersche Feldmaus  
*Hypudaeus Nageri*.

Abb. 1.

Darstellung der westalpinen Rötelmaus *Clethrionomys glareolus nageri*  
in der Erstbeschreibung von SCHINZ (1844).

ELLERMAN (1940) und ELLERMAN und MORRISON-SCOTT (1951) geben für die Erstbeschreibung SCHINZ (1845) an. SCHINZ hat aber in einer Arbeit über die Feldmäuse bereits 1844 die Nagersche Maus beschrieben und auch eine Abbildung beigefügt (Abb. 1). Seine Beschreibung lautet: „Die Ohren sind breit, fast unter dem Pelze verborgen, doch etwas vorragend, abgerundet, der Kopf dick, der Schwanz mittelmässig lang, die Augen klein. Die Farbe ist auf dem Rücken, dem Hinterhals und Scheitel schön kastanienbraunroth, die Haare an der Wurzel schwarzgrau, an den Spitzen braunroth, die Seiten mäusegrau, die untern Teile hell aschgrau, die Füsse weisslich. Der Schwanz kurz behaart, am Ende mit einem kleinen Pinsel, oben schwärzlich, unten weisslich. Die Vorderfüsse vierzehig, die hintern fünfzehig. Schnurrhaare mittelmässig, weissgrau. Die Länge von der Schnauze bis zur Schwanzwurzel 4'' 5''', des Schwanzes 2'' 1'''.“ Als Fundort gibt SCHINZ das Hölzli, eine schattige Lawinenmatte, am Fusse der Unteralp



in der Nähe von Andermatt (Kanton Uri) an. 1845 hat er Rötelmäuse vom Oberalpee erhalten und beschrieben. Diese zweite Erwähnung der alpinen Rötelmaus galt bisher als Erstbeschreibung. Während ELLERMAN (1940) und MATTHEWS (1952) die Nagersche Maus noch als eigene Art aufführen, stellte MILLER (1912) sie als Unterart *nageri* zur Rötelmaus *Clethrionomys glareolus*. Diese systematische Stellung hat sie auch heute inne (ELLERMAN und MORRISON-SCOTT 1951).

Im Berner Oberland fand FATIO (1862) eine Rötelmaus, der er wegen des zweifarbigen Körpers den Namen *Myodes bicolor* gab. Er ordnete sie 1867 ohne Unterartenbenennung bei der Rötelmaus ein. Die Rötelmäuse des Mittellandes wurden erstmals von FATIO (1867) im Genferseegebiet untersucht. Er gab ihnen keinen eigenen Unterartnamen. MILLER (1900) stellte die Tiere des südwestlichen Mittellandes und des benachbarten Frankreichs in eine neue Unterart: *Clethrionomys glareolus helveticus*. In seinem Werk über die Säugetiere Westeuropas (1912) führt er für die Schweiz die beiden Unterarten *Clethrionomys glareolus nageri* in den Alpen und *Clethrionomys glareolus helveticus* im südwestlichen Mittelland auf. VON BURG (1922, 1923) trug Rötelmäuse aus verschiedenen Gebieten der Schweiz zusammen und erachtete die regionalen Unterschiede als gross genug, um die Rötelmäuse in 5 Unterarten aufzuteilen:

*Clethrionomys glareolus helveticus* im Mittelland und den Voralpen,  
*Clethrionomys glareolus nageri* im Wallis und den Zentralalpen,  
*Clethrionomys glareolus intermedius* im Engadin und Bergell,  
*Clethrionomys glareolus bicolor* im Berner Oberland und  
*Clethrionomys glareolus jurassicus* im Schweizer Jura.

Die starke Aufsplitterung fand keine Anerkennung. Man hielt sich in der Folge an die Einteilung von MILLER (1912) und rechnete die montanen Rötelmäuse zur Unterart *Clethrionomys glareolus nageri*, die Tiere der tieferen Lagen zu *Clethrionomys glareolus helveticus*. BAUMANN (1949), ELLERMAN und MORRISON-SCOTT (1951), MEYLAN (1966) und CLAUDE (1967, 1968) übernahmen diese Einteilung. Von LEHMANN (1962) stellt auch die Rötelmäuse des Fürstentums Liechtenstein zu dieser Unterart. Hingegen gehören nach BAUER, KRAPP und SPITZENBERGER (1967) die Rötelmäuse des Vorarlberger Rheintales zur Unterart *Clethrionomys glareolus vesanus*. Diese Autoren nehmen an, dass auch die Rötelmäuse des zentralen und östlichen Mittellandes als *vesanus* bezeichnet werden müssen. Dies steht im Widerspruch zu MILLER (1900), der zwei Rötelmäuse aus St. Gallen zu *Clethrionomys glareolus helveticus* stellte, trotz Abweichungen im Schädelbau von der typischen *Clethrionomys glareolus helveticus*. Für eine Klärung der systematischen Stellung der schweizerischen Rötelmäuse ausserhalb der Alpen sind statistische Untersuchungen an zahlreichem Material nötig.

Um die morphologische Abgrenzung zwischen der alpinen und der Mittelland-Rötelmaus festzustellen, untersuchte ich 1962 und 1963 je eine Population in

Zürich von 620 m Höhe und auf der Göscheneralp von 1700 m Höhe (CLAUDE 1967). Der alpine Fangort ist interessant, weil er im Bereich des Gotthardmassives liegt. In der Luftlinie ist er nur etwa 8 km vom Ort entfernt, woher die Rötelmäuse der Erstbeschreibung von SCHINZ (1844) stammten. Die Untersuchung ergab deutliche Unterschiede zwischen den ausgewachsenen Tieren von der Göscheneralp und von Zürich. Dagegen sind die jungen Individuen der beiden Orte einander sehr ähnlich. Die Färbung der alpinen Rötelmäuse entspricht den Angaben in der Erstbeschreibung von SCHINZ. Die Tiere von Zürich sind auf der Oberseite heller rot. Die rote Zone erstreckt sich bis auf die Seiten, wo sie allmählich in eine gelbgraue Farbe übergeht. Die Bauchseite ist hellgrau, der Schwanz oben dunkelgrau und unten hellgrau gefärbt. Eine scharfe Grenze zwischen der Färbung der Schwanzoberseite und der Unterseite, wie sie bei den Göscheneralptieren oft auftritt, ist bei den Rötelmäusen von Zürich nur selten zu finden. Die adulten alpinen Tiere haben grössere Dimensionen in folgenden Merkmalen: Kopf-Rumpflänge, Schwanzlänge, Ohrlänge, Condylbasallänge, Jochbogenbreite, Breite der Squamosakämme, Nasal- und Diastemalänge. Diese Unterschiede müssen anhand von zahlreicherem Material bestätigt und ergänzt werden. Dabei ist zu berücksichtigen, dass lokale klimatische Verhältnisse die Morphologie der Rötelmäuse beeinflussen können. In den Bergen besteht ein grosser klimatischer Unterschied zwischen einem nach Norden exponierten Hang und einem Südhang. Die Tatsache, dass sich junge Tiere aus den Bergen und aus dem Mittelland nicht unterscheiden, lässt die Möglichkeit offen, dass der Umwelteinfluss auf das Wachstum der Rötelmäuse von Bedeutung ist. Handelt es sich bei den gefundenen Unterschieden um einen ausschliesslichen Klimaeinfluss, oder sind es genetische Unterschiede? Um dieses Problem zu klären, wurden von 1965 bis 1968 Rötelmäuse an verschiedenen Orten und auf verschiedenen Höhen in der Schweiz gefangen.

Herr Prof. H. Burla regte die Arbeit an und vermittelte mir Spesenentschädigung aus Krediten, die dem Zoologischen Museum zur Verfügung stehen. Herr Dr. F. Frank in Oldenburg führte mich in die Forschungsmethoden an Kleinsäugetern ein. Herr Prof. E. Batschelet und Herr Dr. F. Hampel berieten mich in statistischen Fragen. Herr F. Bunnell, Berkeley, USA, arbeitete 1965/66 in Zürich an der ETH über Schäden, die Mäuse an der Waldvegetation verursachen. Er überliess mir die gefangenen Rötelmäuse zur weiteren Verarbeitung. Von Herrn J. Mattli erhielt ich Kleinsäugetiere, die er im Winter auf der Göscheneralp fing. Herr Dr. A. Meylan stellte mir Rötelmäuse aus dem Kt. Waadt für Vergleichszwecke zur Verfügung. Frl. D. Kobelt versorgte während meiner Abwesenheit die lebenden Tiere. Ihnen allen danke ich, wie auch den Dozenten und Kollegen, die mich mit Anregungen und Ratschlägen unterstützten. Im Besonderen gilt der Dank meinen Familienangehörigen, die mir durch finanziellen Aufwand das Studium ermöglichten.

## 2. FANG- UND MESSMETHODEN

Für den Fang der Tiere wurden kleine Mäuseschlagfallen an Orten aufgestellt, wo Gänge, abgebissene Pflanzenteile, Kot und andere Spuren auf Kleinsäuger hinwiesen. Als Köder dienten gequetschte Walnüsse. Von 1965 bis 1968 fing ich 374 Rötelmäuse. Für einige Abschnitte der Untersuchung wurden auch die Rötelmäuse der Jahre 1962/63 einbezogen, so dass total 540 Tiere zur Verfügung standen. Das Ausmessen der toten Tiere erfolgte unmittelbar nach dem Einsammeln. Die Tiere wurden mit und ohne Verdauungsapparat auf einer Handwaage in Zehntelgrammen gewogen. Bei trächtigen Weibchen wurde zusätzlich das Gewicht ohne Geschlechtsapparat bestimmt. Für die Messung der Kopf-Rumpflänge und Schwanzlänge lagen die Tiere mit dem Rücken flach auf einem Brettchen. Der Schwanzansatz (Hinterende der Beckenknochen), die Schwanzspitze und die Nasenspitze wurden mit Stecknadeln markiert und die Kopf-Rumpf- und Schwanzlänge auf dem Brett ausgemessen. Die Weibchen wurden auf den Zustand der Zitzen und des Milchgewebes geprüft. Waren Embryonen vorhanden, so wurde ihre Zahl und die Verteilung auf die beiden Uteri festgestellt, sowie die Scheitel-Steisslänge gemessen. Auch notierte ich Zahl und Grösse der Plazentanarben. Bei den Männchen wurde die Grösse der Vesicula seminales beachtet, die Länge und Breite der Hoden gemessen. Von jedem Tier entnahm ich aus der Mitte des Hodens ein kleines Stück, brachte es in 0,9% physiologische Lösung und prüfte im Mikroskop auf Vorhandensein von Spermien oder Spermatiden. Anschliessend bewahrte ich die Tiere in 70% Alkohol auf. Später präparierte ich die Schädel heraus und reinigte sie ohne Benützung von Chemikalien. Die getrockneten Schädel wurden unter dem Binokular mit einer Schublehre auf Zehntelmillimeter genau gemessen. 28 Merkmale am äusseren Körper und am Schädel wurden berücksichtigt. Die gemessenen Merkmale und die dafür verwendeten Abkürzungen sind:

Gew	= Gesamtgewicht
Gew.o.V.	= Gewicht ohne Verdauungsapparat
KR	= Kopf-Rumpflänge: Nasenspitze bis Schwanzansatz
S	= Schwanzlänge: Schwanzansatz bis Schwanzspitze, ohne vorstehende Haare
O	= Ohrlänge: tiefste Ausbuchtung bis äusserste Spitze der Ohrmuschel
H	= Hinterfusslänge: Ferse bis längste Zehe ohne Krallen
Cb	= Condylbasallänge: Prosthion bis Hinterrand der Condyl occipitales
GSI	= grösste Schädelhöhe: Prosthion bis Opisthokranion
Bl	= Basallänge: Prosthion bis Basion
Sb	= Schädelbreite zwischen den Squamosakämmen

Nl	= Nasallänge: Rhinion bis Nasion
D	= Diastema: aboraler Alveolarrand der Incisiven bis oraler Alveolarrand des ersten Molaren im Oberkiefer
F	= Frontallänge: Nasion bis Bregma
P	= Parietallänge: Bregma bis Lambda
Ip	= Interparietallänge: Lambda bis oralster Punkt des Supraoccipitale in der Sagittallinie
Mrl	= Länge der oberen Molarenreihe: Vorderer Alveolarrand des ersten Molaren bis aboraler Rand des hintersten Molaren
Ibs	= Jochbogenbreite: grösste Breite zwischen den Aussenrändern der Jochbogen
Ibz	= Breite zwischen den Aussenrändern der Processi zygomatici des Temporale an der Knickstelle
Io	= Interorbitalbreite
GhB	= Schädelhöhe: Wölbungsscheitel der Bullae tympani bis höchster Punkt auf der Sutura sagittalis
GzB	= Gehirnkapselhöhe: Basion bis höchster Punkt auf der Sutura sagittalis
Ga	= Vordere Schädelhöhe: Molare bis Schnittpunkt der Verbindungslinie der Entorbitale mit der Sutura sagittalis
Rv	= Vordere Rostrumbreite auf Höhe der Incisiven
Rh	= Hintere Rostrumbreite zwischen den oralen Rändern der Foramina infraorbitale
BMa	= Distanz zwischen den unteren Rändern der Meati acustici externi
Gspl	= Gaumenspaltenlänge: Länge der Fissura palatina
Ukh	= Unterkieferhöhe: Oberer Rand des Processus articularis bis Grundlinie der Unterkieferbasiskante
Ukl	= Unterkieferlänge: oraler Alveolarrand des vordersten Molaren bis aboralster Punkt des Processus articularis.

### 3. ALTERSBESTIMMUNG

Bei jungen Rötelmäusen sind die Backenzähne unten offen. Im Alter von einigen Wochen schliessen sie sich und bilden eine vordere und hintere Wurzel, deren Länge im Laufe des Lebens zunimmt. Die Länge der Molarenwurzeln als Mass für das Alter wurde zuerst von ZIMMERMANN (1937) verwendet. Später haben neben anderen auch PRYCHODKO (1951), WASILEWSKI (1952), ZEJDA (1961), HAITLINGER (1965), MAZAK (1963) und GRUBER und KAHMANN (1968) die Brauchbarkeit dieses Altersmerkmals bestätigt. Die beiden Wurzeln des ersten unteren Molaren sind ungleich lang, so dass sich für die Messung Schwierigkeiten



ergeben. Ich habe als Wurzellänge den Abstand vom höchsten Punkt der Zahnbasis zur Verbindungslinie zwischen der vorderen und hinteren Wurzelspitze gemessen, wie in der Abb. 2 eingezeichnet. TUPIKOVA, SIDOROVA und KONOVALOVA (1968) haben an Stelle des ersten unteren Molaren die Wurzellänge am oberen mittleren Molaren gemessen, da dieser Zahn zwei gleichlange Wurzeln aufweist

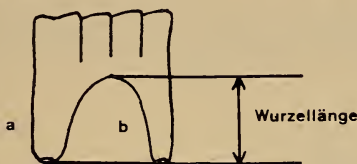


ABB. 2.

Seitenansicht des ersten, unteren Molars.  
a = orale Wurzel, b = aborale Wurzel.

und sich leicht herauspräparieren lässt. Die Messungen ergaben für beide Zähne übereinstimmende Resultate. Für die Altersklassen nahm ich die gleiche Gruppierung vor wie WASILEWSKI (1952):

Wurzellänge 0	Altersklasse I
„ 0,1—0,3 mm	„ II
„ 0,4—0,9 mm	„ III
„ 1,0—1,5 mm	„ IV
„ über 1,5 mm	„ V

Bisher ist noch unbekannt, ob die Beschaffenheit der Nahrung das Wurzelwachstum beeinflusst.

#### 4. FANGORTE

Die Rötelmäuse wurden an 6 Orten von 400 m bis zu 1700 m über Meer gefangen. Abbildung 3 zeigt die Höhenlage der Fangorte und die Luftliniendistanzen zwischen den untersuchten Populationen. Die Fangorte liegen auf einer Achse vom Mittelland bis in die Alpen. Diese Achse folgt ziemlich genau der Nord-Südrichtung (Abb. 4).

*Population I: Aegert, 435 m über Meer.*

Aegert ist ein kleines isoliertes Wäldchen, 6 km nordöstlich vom Zentrum Zürichs entfernt. Es liegt in einer Ebene mit feuchtem und lehmigem Boden. Die vorherrschenden Bäume sind Rotbuchen (*Fagus silvatica*). Weniger häufig



treten Stieleichen (*Quercus robur*) und Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*) auf. Zwischen diesen Laubbäumen wachsen angepflanzte Fichten (*Picea abies*). Der Boden ist nur spärlich von Kräutern bewachsen.

*Population II: Uetliberg, 630 m über Meer.*

Der Fangplatz liegt auf der Nordseite des Uetliberges im Lehrwald der ETH, 5 km westlich der Stadtmitte Zürichs. An der Fangstelle ist das Gelände flach, zum Teil ganz wenig nach Norden geneigt. Die Tiere dieser Population wurden



ABB. 3.

Höhenlage der Fangplätze und Luftliniendistanz zwischen den Orten.

von Herrn F. Bunnell von Februar bis Juni 1966 gefangen. Die Vegetation besteht aus Rotbuchen (*Fagus sylvatica*), Hagebuchen (*Carpinus betulus*), Stieleichen (*Quercus robur*), Eschen (*Fraxinus excelsior*) und Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*).

*Population III: Unterägeri, 840 m über Meer.*

Dieser Fangort liegt 3 km südwestlich der Ortschaft Unterägeri, am nach Nordosten gerichteten Hang des Rossberges. Es ist ein Voralpengebiet. Fichten (*Picea abies*) und Rotbuchen (*Fagus sylvatica*) sind zu gleichen Teilen vertreten. Weniger häufig sind Eschen (*Fraxinus excelsior*) und Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*). Am Boden wachsen stellenweise Heidelbeerstauden (*Vaccinium myrtillus*). Die feuchte und lockere Erde rutscht leicht ab.

*Population IV: Pfaffensprung, 840 m über Meer.*

Die Rötelmäuse stammen von einem nach Westen gerichteten Steilhang, südlich der Ortschaft Gurtellen. Fichten (*Picea abies*) herrschen vor. Da-

zwischen wachsen wenig Laubbäume. Der Boden ist feucht und mit viel Moospflanzen bedeckt. Die Sonnenbestrahlung ist infolge des sehr engen Reusstales gering.

*Population V: Wassen, 1240 m über Meer*

Die Tiere wurden 4 km westlich von Wassen, im Meiental, gefangen. Als Fangplatz wurde ein nach Süden geneigter Hang mit subalpinem Fichtenwald

ABB. 4.

Geographische Lage der Fangorte.

- |                |                   |
|----------------|-------------------|
| 1 = Aegert     | 4 = Pfaffensprung |
| 2 = Uetliberg  | 5 = Wassen        |
| 3 = Unterägeri | 6 = Göscheneralp  |
| A = Adlisberg  |                   |



(*Piceetum subalpinum*) gewählt. Infolge der starken Sonneneinstrahlung ist der Boden in den oberen Schichten trocken. Heidelbeersträucher (*Vaccinium myrtillus*) sind häufig, dagegen ist der Bewuchs mit Kräutern spärlich.

*Population VI: Göscheneralp, 1700 m über Meer.*

Während ich in den Jahren 1962/63 die Tiere des Südhanges untersuchte, wurde von 1965 bis 1968 vorwiegend am nach Norden exponierten Steilhang

gefangen. Dieser weist gegenüber dem Südhang eine stark verkürzte Sonnendauer auf, da die Sonne im Winterhalbjahr nicht über die Bergkette gelangt. Im Sommer erreichen die Sonnenstrahlen erst im Laufe des Vormittags diesen Fangplatz. Schnee liegt im Frühjahr 3-4 Wochen länger als am Südhang. Die Vegetation ist ein typischer subalpiner Fichtenwald (*Piceetum subalpinum*) mit Heidelbeerstaude (*Vaccinium myrtillus*), Moosen und Farnen. Die Bodennähe zeichnet sich durch grosse Feuchtigkeit aus.

## 5. MORPHOLOGISCHER VERGLEICH DER AUSGEWACHSENEN ROETELMAEUSE

In die Auswertung wurden nur die ausgewachsenen Tiere der Altersklassen IV + V einbezogen. Damit werden von allen Fangorten gleich alte Tiere verglichen und der Fehler wird vermieden, der durch ungleiche Altersverteilung bei Berücksichtigung aller gefangenen Tiere entsteht. Ausserdem wird die Variationsbreite eingeschränkt, so dass die Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen deutlicher erfasst werden. Zwischen den Geschlechtern bestehen geringe Unterschiede, die in einer besonderen Analyse Verschiedenheiten in Körper- und Schädelproportionen zwischen männlichen und weiblichen Tieren ergeben können, wie es WASILEWSKI (1952) und HAITLINGER (1965) gefunden haben. Für die Gegenüberstellung der Populationen in den Einzelmerkmalen sind sie eher bedeutungslos; deshalb wurden beide Geschlechter zusammengefasst. In der Tabelle 1 sind die arithmetischen Mittel und die Streuungen der Mittelwerte für jedes gemessene Merkmal aufgeführt. Um zu prüfen, wie weit sich die Stichproben der 6 Populationen voneinander unterscheiden, wurde eine Varianzanalyse vorgenommen und anschliessend die Mittelwertsdifferenzen zwischen den Stichproben mit dem „multiple-range-test“ von DUNCAN geprüft. Das rechnerische Vorgehen erfolgte nach den Ausführungen von WEBER (1964). Die Mittelwertsdifferenzen wurden nach der Formel  $(\bar{x}_1 - \bar{x}_2) \sqrt{\frac{2 n_1 n_2}{n_1 + n_2}} = d$  berechnet,

wobei  $\bar{x}_1$  den Mittelwert der Stichprobe des Fangortes 1,  $\bar{x}_2$  den Mittelwert der Stichprobe des Fangortes 2 und  $n_1, n_2$  die Grösse der Stichproben 1 und 2 darstellen. Die erhaltenen Differenzwerte  $d$  für jede Stichprobenkombination sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Sie müssen mit den entsprechenden signifikanten Variationsbreiten verglichen werden, die aus Tabellenwerten in WEBER (1964) errechnet wurden. Die Differenz zwischen 2 Mittelwerten gilt als signifikant, wenn sie die signifikanten Variationsbreiten übersteigen. Gesicherte Differenzwerte sind in Tabelle 2 kursiv gedruckt.

Nur in einem einzigen der 28 geprüften Merkmale ist die Mittelwertsdifferenz in keiner der 15 Stichprobenkombinationen signifikant. Es ist die Länge des

TABELLE 1

Arithmetische Mittel von 28 Merkmalen bei Rötelmäusen der Altersklassen IV und V. Gewichte in Gramm, Längen in Millimetern.  
 $n$  = Anzahl untersuchter Tiere,  $\bar{x}$  = Arithmetisches Mittel,  $s_{\bar{x}}$  = mittlerer Fehler des Arithmetischen Mittels.

	Aegert			Uedlberg			Untertägeri			Pfaffen sprung			Wassen			Göscheneralp		
	$n$	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	$n$	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	$n$	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	$n$	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	$n$	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	$n$	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$
Gew	17	26,54	0,85	29	23,96	0,62	26	25,84	0,63	18	29,79	0,60	11	30,24	0,75	15	30,03	0,81
Gew.o.V.	19	19,31	0,41	32	19,01	0,41	27	18,89	0,50	21	22,43	0,71	13	22,17	0,55	21	21,92	0,48
KR	19	96,16	1,37	32	94,97	0,78	27	95,85	0,72	21	102,33	0,98	13	101,31	1,15	28	101,36	0,99
S	18	56,17	0,98	32	55,97	0,59	25	57,00	0,70	21	63,05	0,88	13	61,85	1,05	28	61,07	0,81
H	19	18,26	0,14	32	18,41	0,11	21	18,52	0,11	21	19,29	0,13	13	18,77	0,19	28	18,84	0,10
O	19	12,11	0,18	32	12,22	0,09	27	12,56	0,14	19	13,26	0,19	13	13,00	0,22	28	13,09	0,17
Ch	18	24,23	0,17	32	24,66	0,10	26	24,26	0,13	20	25,40	0,15	13	25,09	0,17	23	25,16	0,12
Gsl	18	24,44	0,14	32	24,87	0,09	25	24,53	0,12	19	25,53	0,16	13	25,38	0,14	22	25,36	0,13
Bl	18	22,96	0,17	32	23,19	0,11	26	22,85	0,13	20	23,94	0,16	13	23,52	0,21	22	23,74	0,12
Sb	17	11,45	0,06	32	11,68	0,06	25	11,66	0,06	21	11,96	0,07	12	11,89	0,08	25	11,88	0,05
Nl	19	7,03	0,10	31	7,20	0,07	27	7,22	0,06	21	7,52	0,06	13	7,36	0,07	28	7,54	0,06
D	19	6,84	0,07	32	7,21	0,04	27	7,10	0,06	21	7,37	0,07	13	7,42	0,05	28	7,41	0,06
P	18	9,28	0,10	32	9,70	0,06	24	9,45	0,08	18	9,74	0,10	12	9,81	0,08	23	9,66	0,07
Ip	18	4,15	0,08	32	4,06	0,06	26	4,04	0,06	18	4,47	0,08	11	4,44	0,12	25	4,45	0,07
Ip	17	3,54	0,06	32	3,50	0,07	26	3,52	0,07	13	3,38	0,07	13	3,52	0,08	24	3,51	0,06
Mrl	19	5,73	0,06	32	5,50	0,05	27	5,61	0,04	21	5,89	0,04	13	5,83	0,03	28	5,81	0,05
Ibs	17	13,56	0,07	32	13,76	0,07	26	13,69	0,06	19	14,15	0,08	11	13,97	0,09	25	14,05	0,05
Ibz	16	13,38	0,06	32	13,45	0,07	21	13,45	0,07	16	14,14	0,08	11	13,82	0,10	23	13,91	0,05
Io	18	3,90	0,03	32	3,96	0,02	26	3,85	0,03	20	4,06	0,03	12	4,12	0,04	22	4,02	0,04
GhB	17	9,21	0,05	32	9,22	0,05	27	9,14	0,05	21	9,53	0,03	13	9,32	0,07	27	9,29	0,05
GzB	17	7,33	0,06	32	7,30	0,04	26	7,19	0,05	21	7,59	0,03	13	7,35	0,07	27	7,34	0,04
Ga	19	6,11	0,04	32	6,27	0,04	27	6,16	0,04	21	6,33	0,05	13	6,28	0,06	28	6,19	0,03
Rv	19	3,46	0,03	32	3,57	0,03	27	3,46	0,03	21	3,53	0,04	13	3,63	0,05	28	3,62	0,03
Rh	19	4,76	0,05	32	4,93	0,04	27	4,85	0,04	20	5,27	0,05	13	4,90	0,04	27	5,09	0,05
BMa	17	10,36	0,07	32	10,68	0,06	24	10,41	0,07	18	10,89	0,06	12	10,67	0,09	25	10,70	0,06
Gspl	19	4,68	0,05	32	4,97	0,04	27	4,80	0,05	21	4,84	0,06	13	4,95	0,07	28	4,99	0,05
Ukh	19	6,49	0,06	32	6,66	0,05	26	6,57	0,05	21	7,06	0,07	13	6,92	0,04	28	6,95	0,06
Ukl	19	10,86	0,06	32	11,03	0,05	27	10,92	0,05	21	11,37	0,08	13	11,10	0,06	28	11,17	0,05

TABELLE 2

Mittelwertsdifferenzen der 15 Stichprobenkombinationen in 25 Merkmalen. Kursiv gedruckte Werte sind signifikant.  
 1 = Aegert, 2 = Uetliberg, 3 = Unterägeri, 4 = Pfaffensprung, 5 = Wassen, 6 = Göschenalp.

Stichproben- vergleich:	6-5	6-4	6-3	6-2	6-1	5-4	5-3	5-2	5-1	4-3	4-2	4-1	3-2	3-1	2-1
Gew	0,75	0,97	18,27	26,99	13,93	1,66	17,30	25,08	13,52	18,22	27,48	13,59	9,84	3,17	11,94
Gew.o. V.	1,00	2,34	14,73	14,65	11,66	1,04	13,74	13,58	11,24	17,20	17,22	13,93	0,65	1,98	1,62
KR	0,21	4,65	28,89	34,92	24,74	4,09	22,87	27,26	20,23	31,49	37,06	27,56	4,76	1,46	5,81
S	3,29	9,49	20,92	27,87	22,94	4,81	20,06	25,28	22,07	28,90	35,65	30,29	5,46	3,80	0,96
H	0,29	2,16	1,68	2,35	2,76	2,08	1,05	1,55	2,00	3,74	4,43	4,60	0,60	1,23	0,73
O	0,38	0,81	2,78	4,75	4,66	1,02	1,84	3,35	3,50	3,31	5,08	5,01	1,84	2,12	0,54
Cb	0,29	1,11	3,95	2,59	4,18	1,23	3,46	1,85	3,34	5,42	3,67	5,09	2,14	0,14	2,06
Gsl	0,08	0,77	4,01	2,50	4,09	0,59	3,51	2,19	3,65	4,52	3,22	4,69	1,80	0,41	2,06
Bl	0,89	0,92	4,34	2,81	3,47	1,67	2,79	1,42	2,18	5,18	3,72	4,38	1,82	0,51	1,10
Sb	0,04	0,38	1,10	1,06	1,93	0,33	1,15	0,88	1,65	1,43	1,41	2,21	0,11	0,94	1,21
Nl	0,76	0,10	1,68	1,84	2,43	0,64	0,59	0,68	1,30	1,46	1,60	2,19	0,86	0,90	0,83
D	0,04	0,19	1,63	1,09	2,71	0,20	1,34	0,90	2,28	1,31	0,81	2,37	0,54	1,23	1,81
F	0,60	0,36	1,02	0,21	1,71	0,27	1,44	0,46	2,01	1,32	0,19	1,95	1,30	0,77	2,02
P	0,04	0,09	2,07	2,07	1,37	0,11	1,57	1,54	1,07	1,98	1,97	1,36	0,11	0,51	0,43
Ip	0,04	0,33	0,05	0,05	0,13	0,24	0,00	0,09	0,08	0,29	0,40	0,17	0,11	0,09	0,21
Mrl	0,08	0,38	1,05	1,69	0,38	0,24	0,92	1,42	0,39	1,36	1,96	0,71	0,60	0,57	1,12
Ibs	0,31	0,45	1,82	1,54	2,20	0,67	1,10	0,85	1,50	2,16	1,90	2,50	0,37	0,59	1,06
Ibz	0,35	1,00	2,16	2,38	2,30	1,16	1,41	1,50	1,59	2,94	3,19	3,04	0,00	0,30	0,32
Io	0,39	0,18	0,89	0,31	0,53	0,23	1,09	0,67	0,83	1,04	0,50	0,70	0,59	0,23	0,29
ChB	0,13	1,17	0,78	0,38	0,37	0,84	0,75	0,43	0,42	1,90	1,56	1,39	0,53	0,32	0,05
GzB	0,04	1,22	0,77	0,22	0,05	0,96	0,67	0,21	0,08	1,93	1,46	1,13	0,59	0,63	0,16
Rv	0,04	0,43	0,84	0,27	0,76	0,40	0,71	0,26	0,67	0,34	0,20	0,31	0,60	0,00	0,54
Rh	0,80	0,86	1,25	0,87	1,56	1,47	0,21	0,13	0,55	2,01	1,69	2,25	0,43	0,42	0,83
Ga	0,38	0,67	0,16	0,44	0,50	0,20	0,50	0,04	0,67	0,83	0,30	0,98	0,60	0,24	0,78
Bma	0,12	0,87	1,43	0,11	1,53	0,83	1,04	0,04	1,16	2,18	1,01	2,22	1,40	0,22	1,69
Gspl	0,17	0,72	1,00	0,11	1,47	0,36	0,63	0,09	1,06	0,19	0,65	0,71	0,92	0,57	1,42
Ukh	0,13	0,53	1,97	1,58	2,19	0,56	1,46	1,12	1,69	2,36	2,01	2,55	0,48	0,37	0,83
Ukl	0,29	0,96	1,31	0,77	1,47	1,08	0,75	0,30	0,94	2,19	1,71	2,28	0,60	0,28	0,83



Interpartietale. In allen anderen Merkmalen sind die Mittelwertsdifferenzen in mindestens 5 Stichprobenkombinationen gesichert. Zwischen den Stichproben Göscheneralp und Wassen (Tabelle 2, Kolonne 6-5) besteht nur in einem einzigen Merkmal eine signifikante Differenz der Mittelwerte. Die beiden Populationen sind einander in bezug auf die gemessenen Merkmale besonders ähnlich. Ebenfalls ähnlich sind die Populationen Unterägeri und Aegert (Kolonne 3-1). Dagegen

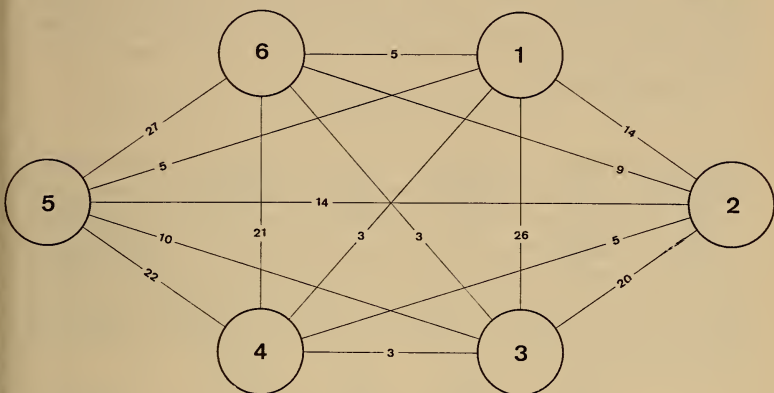


ABB. 5.

Ergebnisse des DUNCAN-Tests. Die kleinen Zahlen geben die Anzahl der Merkmale an, in denen die Mittelwertsdifferenz zwischen den beiden Stichproben nicht gesichert ist. Die grossen Zahlen bezeichnen die Stichproben:

- |                |                   |
|----------------|-------------------|
| 1 = Aegert     | 4 = Pfaffensprung |
| 2 = Uetliberg  | 5 = Wassen        |
| 3 = Unterägeri | 6 = Göscheneralp  |

hat die Population Pfaffensprung gegenüber den Populationen Unterägeri und Aegert (Kolonnen 4-1 und 4-3) nur je drei Merkmale ohne gesicherten Unterschied.

In der graphischen Darstellung der Abbildung 5 kommen diese Beziehungen zwischen den Populationen zum Ausdruck. Die Zahlen geben an, in wievielen Merkmalen zwischen den betreffenden zwei Populationen keine gesicherten Mittelwertsdifferenzen gefunden wurden; das heisst in wievielen Merkmalen die beiden Stichproben die gleichen Grössen erreichen. Die Populationen Göscheneralp, Wassen und Pfaffensprung zeigen untereinander wenig Unterschiede, ebenso sind sich Uetliberg, Unterägeri und Aegert ähnlich. Zwischen den beiden Gruppen scheint eine grössere morphologische Verschiedenheit zu bestehen. Zur besseren Erfassung der morphologischen Aehnlichkeit wurde ein zweites Verfahren angewandt, das in der numerischen Taxonomie verwendet

wird. Die numerischen Methoden sind bei SOKAL und SNEATH (1963) dargelegt. Die drei Merkmale Gew, GSI und Ip wurden weggelassen, da die ersten beiden durch Gew.o.V. und Cb vertreten sind und Ip im DUNCAN-Test keine Unterschiede zwischen den Populationen ergeben hat.

Es wurde folgendes Vorgehen gewählt: Ausgangspunkt sind nicht mehr die gemessenen Einzelwerte, sondern die für jede Stichprobe und jedes Merkmal erhaltenen Mittelwerte. Diese sollen zu einem Gesamtwert für jedes Muster addiert werden. Dazu werden sie standardisiert, indem die Differenz jedes Mittelwertes zum Gesamtmittel aus allen Stichprobenmittel durch deren Standardabweichung dividiert wird:

$$x'_{ij} = \frac{x_{ij} - \bar{x}_i}{s_i} + 5.$$

$x'_{ij}$  ist der standardisierte Wert des Merkmals  $i$  der Stichprobe  $j$ ,  $x_{ij}$  das errechnete Mittel des Merkmals  $i$  der Stichprobe  $j$ ,  $\bar{x}_i$  das arithmetische Mittel des Merkmals  $i$  von allen Stichprobenmitteln und  $s_i$  ist die Standardabweichung der Stichprobenwerte. Für die standardisierten Werte ist das arithmetische Mittel jedes Merkmals 0 und die Standardabweichung 1. Um alle Werte positiv zu machen, wird zu jedem erhaltenen Wert eine Konstante 5 addiert. Die Ähnlichkeit zwischen 2 Stichproben wird durch die taxonomische Distanz ausgedrückt. Diese wird errechnet nach der Formel

$$d_{jk} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n x_{ij}^2 + \sum_{i=1}^n x_{ik}^2 - 2 \sum_{i=1}^n x_{ij}x_{ik}}{n}}$$

$d_{jk}$  ist die taxonomische Distanz zwischen den Stichproben  $j$  und  $k$ ,  $x_{ij}$  ist der standardisierte Wert des Merkmals  $i$  der Stichprobe  $j$ ,  $x_{ik}$  ist der standardisierte Wert des Merkmals  $i$  der Stichprobe  $k$  und  $n$  ist die Zahl der Merkmale.

Die so errechneten Distanzwerte sind ein Mass für den morphologischen Unterschied zweier Stichproben. Durch Komplementierung der Werte auf zehn erhalten wir Zahlen, die den Ähnlichkeitsgrad in bezug auf die untersuchten Merkmale ausdrücken (Tabelle 3, Matrix 1). Die Werte der Matrix 1 geben die Ähnlichkeit jeweils zweier Stichproben an. Mit Hilfe einer Schwarmanalyse werden die Stichproben der Ähnlichkeit nach gruppiert. Dazu müssen schrittweise die zwei Gruppen mit dem höchsten Ähnlichkeitswert zusammengefasst werden. In Matrix 1 der Tabelle 3 ist der höchste Wert 9,53 zwischen den Stichproben Wassen und Göscheneralp. Diese beiden Muster werden zusammengefasst zur Gruppe A und die neuen Ähnlichkeitswerte zwischen A und den übrigen Stichproben aus den Einzelwerten gemittelt (Matrix 2). Als nächstes werden wieder die beiden Stichproben mit dem höchsten Wert zusammengekommen, es sind dies Unterägeri und Aegert mit 9,35, die zur Gruppe B vereinigt werden (Matrix 3). Dieses Verfahren wird wiederholt, bis alle Werte den 2 Gruppen A'

und B' zugeordnet sind (Matrix 5). Die Ergebnisse der Schwarmanalyse sind in einem Phänogramm Abbildung 6 graphisch dargestellt. Die Höhe der waagrechten Striche gibt an, welchen Ähnlichkeitsgrad die beiden Gruppen aufweisen, die durch den Strich verbunden sind.

Das Ergebnis zeigt, dass die Populationen Göscheneralp und Wassen in bezug auf Körpergrösse und Schädelmasse sehr ähnlich sind. Die Rötelmäuse

TABELLE 3

*Schwarmanalyse der auf 10 komplementierten taxonomischen Distanzwerte.*

<i>Matrix 1:</i>					
	Unterägeri	Uetliberg	Pfaffensprung	Wassen	Göscheneralp
Aegert	9,35	8,89	7,75	8,26	8,22
Uetliberg		9,22	7,96	8,51	8,51
Unterägeri			8,24	8,83	8,77
Pfaffensprung				9,03	9,10
Wassen					9,53
<i>Matrix 2:</i>					
	Unterägeri	Uetliberg	Pfaffensprung	A	
Aegert	9,35	8,89	7,75	8,24	
Unterägeri		9,22	7,96	8,51	
Uetliberg			8,24	8,80	
Pfaffensprung				9,07	
A = Göscheneralp + Wassen					
<i>Matrix 3:</i>					
	Uetliberg	Pfaffensprung	A		
B	9,06	7,86	8,38		
Uetliberg		8,24	8,80		
Pfaffensprung			9,07		
B = Aegert + Unterägeri					
<i>Matrix 4:</i>					
	Uetliberg	A'			
B	9,06	8,12			
Uetliberg		8,52			
A' = A + Pfaffensprung					
<i>Matrix 5:</i>					
B'	A'				
	8,32				
B' = B + Uetliberg					

vom Fangort Pfaffensprung haben noch grosse Beziehung zu diesen beiden Populationen. Andererseits ähneln sich die Populationen Aegert und Unterägeri. Die Tiere vom Uetliberg stehen diesen beiden Gruppen nahe. Die Unterschiede zwischen Pfaffensprung, Wassen, Göscheneralp gegenüber Aegert, Unterägeri, Uetliberg sind dagegen bedeutend grösser. Ergänzend kann hinzugefügt werden,

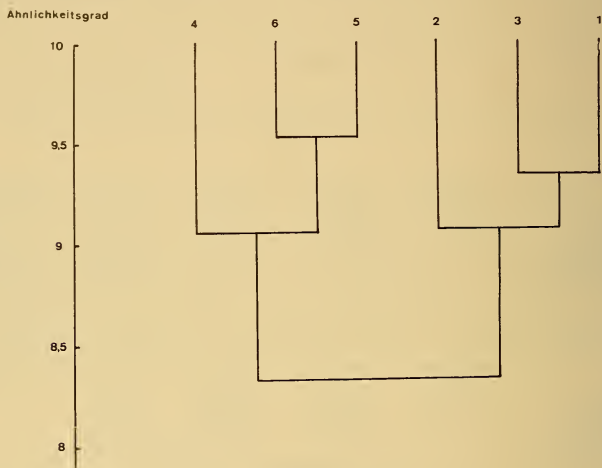


ABB. 6.

Gruppierung der Stichproben nach phänetischem Ähnlichkeitsgrad auf Grund der Ergebnisse der Schwarmanalyse.

- |                |                   |
|----------------|-------------------|
| 1 = Aegert     | 4 = Pfaffensprung |
| 2 = Uetliberg  | 5 = Wassen        |
| 3 = Unterägeri | 6 = Göscheneralp  |

dass diese Ergebnisse übereinstimmen mit der Färbung. Die Rötelmäuse der Fangorte Pfaffensprung, Wassen, Göscheneralp weisen eine dunkle, braunrote Rückenfärbung auf, die Tiere von Aegert, Uetliberg, Unterägeri sind heller rot.

Im Phänogramm Abbildung 6 ist die horizontale Reihenfolge der Stichproben entsprechend dem Gesamtwert angeordnet. Die Rötelmäuse vom Pfaffensprung haben die grössten Dimensionen, die Tiere von Aegert die kleinsten Ausmasse. Die Anordnung der Stichproben von den grössten zu den kleinsten Gesamtgrössenwerten ergibt die Reihe: Pfaffensprung 800 m—Göscheneralp 1700 m—Wassen 1200 m—Uetliberg 600 m—Unterägeri 800 m—Aegert 400 m. Die morphologischen Aenderungen verlaufen nicht parallel zur Höhe.

## 6. EINFLUSS VON KLIMAFAKTOREN AUF DIE MORPHOLOGIE

Ein Vergleich der Klimaverhältnisse an den 6 Fangorten soll aufdecken, ob sich in der Morphologie der Rötelmäuse ein Klimaeinfluss bemerkbar macht. Von den Fangplätzen selbst standen keine Daten für Niederschläge und Temperatur zur Verfügung. Es wurden daher die Angaben von den nächstgelegenen meteorologischen Stationen genommen. Bei der Auswahl der Wetterstationen wurde darauf geachtet, dass sie in Höhe und Hanglage den Fangplätzen möglichst entsprachen. Die Angaben für die Temperaturen und Niederschläge in Tabellen 4 und 5 stammen von SCHUEPP (1959) und UTTINGER (1964). Es handelt sich um mehrjährige Mittelwerte. Aus den beiden Tabellen ergeben sich für die Fangorte folgende klimatische Beziehungen: Aegert, Uetliberg und Pfaffensprung haben Temperaturjahresmittel von 7,5—8,0° C und jährliche Niederschlagsmittel von

TABELLE 4

*Mittlere Jahrestemperaturen von Meteorologischen Stationen  
in der Nähe der Fangorte nach SCHUEPP (1959).*

Fangort		Meteorologische Station		Temperatur- jahresmittel
Aegert	435 m	Kloten	431 m	7,9° C
Uetliberg	630 m	Meteorol. Zentralanst. Zch.	569 m	7,6° C
Unterägeri	840 m	Einsiedeln	914 m	6,3° C
Pfaffensprung	840 m	Wassen	850 m	7,5° C
Wassen	1240 m	Göschenen	1125 m	5,9° C
Göscheneralp	1700 m	Mittel von Andermatt und Gütsch	1400 m 2200 m	1,2° C

TABELLE 5

*Mittlere Jahresniederschläge von Meteorologischen Stationen  
in der Nähe der Fangorte nach UTTINGER (1965).*

Fangort		Meteorologische Station		Niederschlags- jahresmittel
Aegert	435 m	Dübendorf	435 m	1050 mm
Uetliberg	630 m	Waldegg	625 m	1175 mm
Unterägeri	840 m	Unterägeri	742 m	1571 mm
Pfaffensprung	840 m	Gurtneilen	739 m	1184 mm
Wassen	1240 m	Färnigen	1460 m	1580 mm
Göscheneralp	1700 m	Gletsch	1760 m	1695 mm



1000—1200 mm. Für Unterägeri und Wassen betragen die Jahresmittel 5,9—6,3° C und 1500—1700 mm Niederschlag. Gleich gross ist die Jahresniederschlagsmenge auf der Göschenalp, aber die mittlere Jahrestemperatur von ca 1° C ist bedeutend tiefer. Würden sich in der Morphologie von Schädel und Körper die Klimaverhältnisse widerspiegeln, so müssten sich die Tiere von Aegert, Uetliberg und Pfaffensprung gleichen, die Rötelmäuse von Unterägeri sollten denen von Wassen ähnlich sein und die Rötelmäuse von der Göschenalp hätten morphologisch eine Sonderstellung inne. Ein Vergleich mit den Abbildungen 5 und 6 zeigt, dass diese Beziehungen zwischen Klima und Gesamtmorphologie nicht bestehen. Rötelmäuse leben im Wald und die meiste Zeit in Gängen unter der Erdoberfläche. Der Einfluss des Klimas auf die Morphologie kann daher erst erfasst werden, wenn die mikroklimatischen Bedingungen des Fangplatzes bekannt sind. Diese können im gleichen Gebiet auf kurze Distanzen nach Lage und Steilheit des Hanges, Vegetationsstruktur und Bodenbeschaffenheit verschieden sein. Indirekt lässt sich auf die Wirkung von mikroklimatischen Faktoren aus dem Vergleich der Populationen vom Süd- und Nordhang der Göschenalp schliessen. Das Göschenalpental verläuft in West-Ostrichtung und weist zu beiden Seiten steile Berghänge auf. Der nach Süden gerichtete Hang ist starker Sonnenbestrahlung ausgesetzt. In den Monaten März und April kann bei längeren Schönwetterperioden der Schnee wegschmelzen. Meistens folgen der frühen Schneeschmelze neue Schneefälle. In der schneefreien Zeit des Vorfrühlings wirken sich Frost und Tauwetter bis auf den Boden aus. Am Nordhang bleibt der Schnee bis Ende Mai/Anfang Juni liegen und schmilzt nur allmählich infolge der hohen Temperaturen. Die Sonneneinwirkung beträgt auch im Sommer nur wenige Stunden. An schönen Sommertagen wird es am Südhang heiss, während der Nordhang dauernd kühl und feucht bleibt.

Für die Untersuchungen von 1963 wurden Tiere am Südhang gefangen. Die Rötelmäuse aus den Jahren 1965—1967 stammen hauptsächlich vom Nordhang. Die beiden Fangplätze sind in der Luftlinie 2,5 km voneinander entfernt und liegen beide auf 1700 m über Meer. Die Talsohle auf 1500 m wird von einem breiten, felsigen Bachbett durchzogen. Eine Wanderung der Rötelmäuse von einem Hang zum gegenüberliegenden kann ausgeschlossen werden. Der Vergleich der alten Tiere vom Nordhang und Südhang in Tabelle 6 ergibt gesicherte Unterschiede in 13 von 25 geprüften Merkmalen. Dabei haben mit Ausnahme der Ohrlänge die Tiere vom Nordhang die grösseren Werte. Am kühlen, feuchten und sonnenarmen Hang erreichen die Rötelmäuse grössere Ausmasse als am sonnigen, trockenen Südhang. Feuchte Wälder stellen das optimale Biotop der Rötelmaus dar. Berücksichtigen wir für die Untersuchung des mikroklimatischen Einflusses auf die Morphologie der Rötelmäuse auch die Tiere der beiden anderen alpinen Fangorte, Wassen und Pfaffensprung, so erhalten wir zum Einfluss der Exposition des Fangplatzes noch die Wirkung der Höhenlage. Der Fangplatz

Wassen hat eine extreme Südlage wie der Südhang der Göscheneralp, liegt aber 500 m tiefer. Die Tiere bei Pfaffensprung wurden an einem Westhang gefangen. Dieser Ort ist kühl und feucht. Er liegt tief im Tal, so dass die Sonneneinstrahlung gering ist. Mikroklimatisch bestehen ähnliche Verhältnisse wie am Nordhang

TABELLE 6

*Arithmetische Mittel von 25 Körper- und Schädelmerkmalen von Rötelmäusen der Altersklassen IV und V am Südhang und am Nordhang auf der Göscheneralp. n = Anzahl untersuchter Tiere,  $\bar{x}$  = Arithmetisches Mittel,  $s_{\bar{x}}$  = mittlerer Fehler des Arithmetischen Mittels.*

Merkmal	Göscheneralp Südhang			Göscheneralp Nordhang			T-Test
	n	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	n	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	
Gew.o.V.	40	21,64	0,34	24	22,46	0,48	nicht gesichert
KR	47	101,43	0,64	24	101,17	1,04	" "
S	50	59,32	0,69	24	62,58	0,93	$p < 0,01$
H	50	18,55	0,09	24	18,92	0,12	$p < 0,025$
O	50	14,13	0,14	24	13,29	0,17	$p < 0,01$
Cb	28	24,85	0,12	17	25,16	0,16	nicht gesichert
Sb	36	11,69	0,05	18	11,91	0,07	$p < 0,025$
D	48	7,27	0,04	19	7,49	0,07	$p < 0,01$
Mrl	50	5,80	0,03	19	5,75	0,06	nicht gesichert
Jbs	41	13,82	0,06	17	14,02	0,06	$p < 0,05$
GhB	38	9,22	0,04	19	9,35	0,05	nicht gesichert
Bl	27	23,54	0,12	17	23,75	0,15	" "
Nl	50	7,47	0,05	19	7,55	0,07	" "
F	36	9,48	0,07	16	9,64	0,10	" "
P	37	4,31	0,05	18	4,51	0,08	$p < 0,05$
Jbz	24	13,78	0,06	17	13,91	0,06	nicht gesichert
Io	41	3,99	0,02	15	4,02	0,04	" "
GzB	38	7,22	0,04	19	7,41	0,05	$p < 0,01$
Ga	49	6,04	0,03	19	6,26	0,03	$p < 0,001$
Rv	49	3,48	0,02	19	3,63	0,02	$p < 0,001$
Rh	46	4,93	0,04	18	5,13	0,04	$p < 0,005$
BMa	37	10,70	0,05	18	10,67	0,07	nicht gesichert
Gspl	47	4,84	0,04	19	5,04	0,06	$p < 0,005$
Ukh	46	6,86	0,03	19	6,91	0,08	nicht gesichert
Ukl	49	10,93	0,04	19	11,15	0,06	$p < 0,01$

der Göscheneralp. Die Temperaturen liegen aber höher infolge der tiefen Lage von 850 m ü. M. Die morphologischen Unterschiede zwischen den Populationen Pfaffensprung, Wassen und Göscheneralp sind gering und nur in wenigen Merkmalen gesichert (Tabellen 1 und 2). Trotzdem zeigen sich gesamthaft in den 25 Merkmalen deutliche Tendenzen. Zur Erfassung der durchschnittlichen Grösse der Tiere einer Population unter Berücksichtigung aller Merkmale wurden die Mittelwerte der Merkmale standardisiert nach der Formel in Kapitel 5. Die Summe der standardisierten Mittelwerte aller 25 Merkmale ergibt den mittleren

Gesamtgrössenwert einer Population. Dieser beträgt für die Rötelmäuse von Pfaffensprung 146,5, von Wassen 122,4, von Göscheneralp Südhang 102,2 und von Göscheneralp Nordhang 129,5. Die Werte bilden mit zunehmender Grösse die Reihe Südhang Göscheneralp—Südhang Wassen—Nordhang Göscheneralp—Westhang Pfaffensprung. Die Differenzen der Gesamtgrössenwerte zwischen den

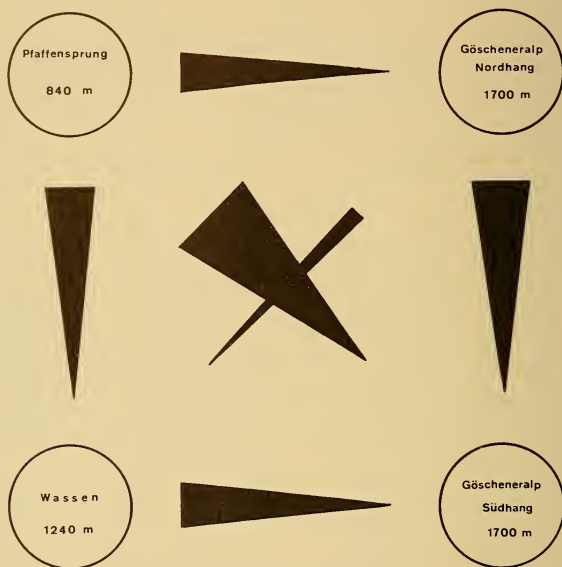


ABB. 7.

Beziehungen zwischen den alpinen Populationen auf Grund der Gesamtgrössenwerte. Die Pfeile sind auf die Population mit dem kleineren Grössenwert gerichtet. Die Breite der Pfeilbasis drückt die Differenz in den Grössenwerten zwischen den Populationen aus.

Populationen sind in Abbildung 7 graphisch dargestellt. Die Richtung der Pfeile verläuft von der Population mit dem grösseren Gesamtwert zur Population mit dem kleineren Wert. Die Grösse der Differenz wird durch die Breite der Pfeilbasis ausgedrückt. Rötelmäuse der feuchten und sonnenarmen Nord- und Westhänge bei Pfaffensprung und auf der Göscheneralp sind grösser als die Tiere von den Südhängen bei Wassen und auf der Göscheneralp. In bezug auf die Höhe sind die Tiere vom Nordhang der Göscheneralp (1700 m) kleiner als jene vom Pfaffensprung (840 m), und die Mäuse vom Göscheneralp-Südhang (1700 m) sind kleiner als die von Wassen (1240 m). Die Grösse nimmt also mit zunehmender Höhe ab.

Die Tabellen von ZEJDA (1955) zeigen, dass auch die Rötelmäuse der Hohen Tatra in Höhen über 1500 m eine etwas geringere Condyllobasallänge, Schädelhöhe und Schädelbreite haben als die Tiere unter 1500 m. Interessant ist die Beziehung zwischen den Stichproben Göscheneralp-Nordhang und Wassen. Wegen der Höhe sollten die Tiere vom Nordhang der Göscheneralp kleiner sein. Da sie aber an einem feuchten Ort leben, der sich auf die Grösse positiv auswirkt, wird der negative Höheneffekt aufgehoben. Es ergibt sich gesamthaft ein kleiner Grössenvorteil gegenüber den Rötelmäusen von Wassen.

Für die Rötelmäuse des Mittellandes und der Voralpen lassen sich keine Beziehungen zwischen der Morphologie der Tiere und der Höhe oder der klimatischen Besonderheit des Fangplatzes feststellen. Allerdings sind die Höhenunterschiede zwischen den Fangorten Aegert, Uetliberg und Unterägeri klein, und in den klimatischen Verhältnissen besteht kein so auffälliger Unterschied wie zwischen den alpinen Fangorten. Die Biotope bei Unterägeri und Pfaffensprung gleichen sich, so dass Tiere ähnlicher Grösse zu erwarten wären. Aus Tabelle 1 und Abbildung 6 ist aber ersichtlich, dass die Rötelmäuse von Unterägeri bedeutend kleinere Ausmasse erreichen als diejenigen von Pfaffensprung und grössenmässig den Tieren von Uetliberg und Aegert gleichen. Dies bedeutet, dass zwischen den Rötelmäusen der Alpen und denen der Voralpen und des Mittellandes ein grundsätzlicher morphologischer Unterschied besteht, der nicht klimatisch begründet ist. Es ist möglich, dass ein Zusammenhang zwischen der Bodenbeschaffenheit und der Morphologie der Rötelmäuse besteht. An den alpinen Fangorten ist die Humusschicht dünn. Darunter liegen grosse Felsbrocken, zwischen denen Spalten tief in den Boden hineinreichen. Die Rötelmäuse sind in ihren unterirdischen Bewegungen ungehindert. Ohne Graben, was bei dem felsigen Untergrund aus Urgestein unmöglich wäre, können sie ihren Aktivitätsbereich in den Boden ausdehnen. Die Fangorte Aegert, Uetliberg und Unterägeri haben einen Boden aus kompakter Erde, der die Mäuse beim Anlegen der Gänge zu Grabtätigkeit zwingt.

## 7. DAUER DER FORTPFLANZUNGSPERIODE

Dauer und Ausmass der Fortpflanzung wurde durch Feststellung der geschlechtlichen Aktivität bei Männchen und Weibchen, der Wurfgrösse und der Wurfzahl ermittelt.

Aus den Abb. 8—11 ist die Zahl der geschlechtsaktiven und geschlechtsinaktiven Weibchen in den verschiedenen Monaten ersichtlich. Am Südhang der Göscheneralp (Abb. 8) ging am 3. Mai 1966 ein trächtiges, am 19. Mai 1968 ein säugendes Weibchen in die Falle. Ueberwinterte Weibchen können demnach Mitte April erstmals trächtig werden. An diesen frühen Trächtigkeiten scheinen

sich nur wenige Weibchen zu beteiligen. So wurde am 16. Mai 1963 ein Weibchen gefangen ohne Anzeichen einer Trächtigkeit. Im Juni gefangene Weibchen waren zum ersten Mal in diesem Jahr trächtig oder hatten einen Wurf hinter sich. Keines war bereits in der 2. Trächtigkeit. Unter den Jungtieren des Sommers gibt es nur eines, dessen Geburt auf Grund der Zahnwurzellänge Ende April oder Anfang

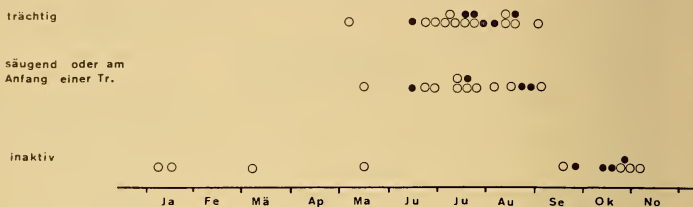


ABB. 8.

Aktivitätszustand der weiblichen Geschlechtsorgane  
in der Population Göschenalp.

○ Südhang ● Nordhang

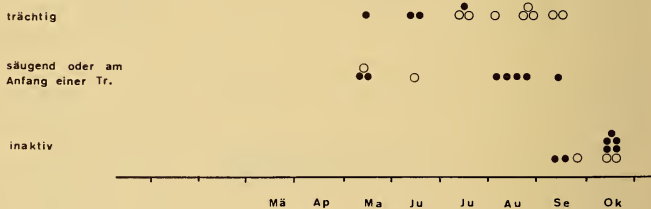


ABB. 9.

Aktivitätszustand der weiblichen Geschlechtsorgane  
in den Populationen Wassen ○ und Pfaffensprung ●.

Mai stattgefunden hat. Alle übrigen Jungtiere sind später geboren. Diese wenigen Daten weisen darauf hin, dass am Südhang einzelne Weibchen Mitte April mit der Fortpflanzung beginnen, die Hauptfortpflanzungszeit jedoch erst Mitte Mai einsetzt. Im August waren alle gefangenen alten Weibchen noch geschlechtsaktiv. Im September konnten keine weiblichen Rötelmäuse des Vorjahres mehr gefangen werden. Hingegen hatte ein junges Weibchen am 4. September 1963 drei weit entwickelte Embryonen. Ein anderes war am 6. September 1963 noch säugend. Alle später gefangenen Weibchen waren geschlechtlich inaktiv und ihre Vaginalöffnungen hatten sich geschlossen. Danach ist die Fortpflanzung bei den Weibchen Mitte September beendet. Der Fangplatz am Nordhang war in den Jahren 1965—1967 wegen der Schneehöhe und der Lawinengefahr bis Ende Mai



nicht zugänglich. In den Fängen des Monats Juni traten keine Jungtiere auf, die Weibchen waren erstmals trächtig oder säugend. Anzeichen für Würfe im März oder April fehlen. Der Fortpflanzungsbeginn fällt auf Mitte Mai. Am 24. und 25. August wurde je ein säugendes Weibchen gefangen. Im September fingen sich keine alten Weibchen. Die Jungen waren alle geschlechtlich inaktiv. Unter

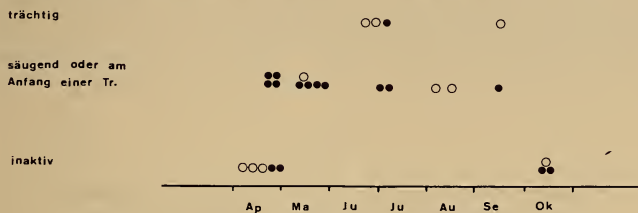


ABB. 10.

Aktivitätszustand der weiblichen Geschlechtsorgane in den Populationen Aegert ○ und Unterägeri ●.

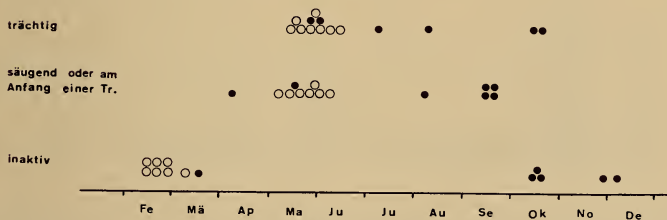


ABB. 11.

Aktivitätszustand der weiblichen Geschlechtsorgane in den Populationen Uetliberg ○ und Adlisberg ●.

8 Jungtieren des Monats Oktober war keines im September geboren worden. Am Nordhang dauert die Fortpflanzungszeit von Mitte Mai bis Ende August. In der Hohen Tatra beginnen die Rötelmäuse in Höhen über 1500 m ebenfalls Mitte Mai mit der Fortpflanzung (ZEJDA 1955). PRYCHODKO (1951) gibt als Beginn der Hauptfortpflanzungszeit im Königsseegebiet (1400 m—1600 m) Anfang Juni an.

In den Populationen Wassen und Pfaffensprung nimmt die Fortpflanzung einen ähnlichen Verlauf (Abb. 9). Mitte Mai hatten 3 Weibchen Zeichen beginnender Trächtigkeiten, eines war trächtig. Der Beginn der Fortpflanzung fällt auf Anfang Mai. Mitte September trugen 2 Weibchen noch Feten, eines säugte und drei waren geschlechtlich inaktiv. Im Oktober zeigte kein Weibchen mehr

Geschlechtsaktivität. Die Zeitspanne der Fortpflanzung reicht in diesen Populationen von Anfang Mai bis Ende September. Die Abbildung 10 ergibt für die Rötelmäuse von Aegert und Unterägeri übereinstimmende Fortpflanzungszeiten. Vier Weibchen, die vom 21.—23. April in Unterägeri gefangen wurden, standen am Anfang einer Trächtigkeit. Im September sind die Weibchen noch trächtig oder säugend, im Oktober nicht mehr. Für diese beiden Fangorte dauert die Fortpflanzung von Mitte April bis Ende September.

Von der Population Uetliberg liegen Angaben von Frühjahr bis Sommer 1966 vor (Abb. 11). Im Februar und März waren alle Weibchen geschlechtlich

TABELLE 7

*Beziehung zwischen Hodenlänge und Spermienbildung bei Rötelmäusen der Altersklassen II bis V. Zahlen = Anzahl der Männchen.*

Hodenlänge	Spermatogonien	Spermatiden	reife Spermien
< 5,0 mm	24	5	
5,0 — 5,9 mm	3	1	
6,0 — 6,9 mm	1	1	
7,0 — 7,9 mm	1	3	
8,0 — 8,9 mm		4	1
9,0 — 9,9 mm		3	2
10,0 — 10,9 mm		1	12
11,0 — 11,9 mm		2	37
12,0 — 12,9 mm			32
13,0 — 13,9 mm			6

inaktiv. Im Mai hatten 5 Weibchen einen Wurf hinter sich, 5 waren erstmals trächtig und 2 befanden sich in der 2. Trächtigkeit. Dies deutet auf Ende März als Beginn der Fortpflanzung. Mit diesem Zeitpunkt stimmt der Fang eines jungen Weibchens überein, das Ende Mai in trächtigem Zustand gefangen wurde und etwa 8 Wochen alt war. Auf dem Adlisberg begannen 1963 die Weibchen schon Mitte März mit der Vermehrung, denn am 9. April wurde ein säugendes Weibchen gefangen und Ende April erschienen die ersten Jungtiere. 1962 traten noch im Oktober 2 trächtige Weibchen auf. Im September des folgenden Jahres war nur noch ein Weibchen säugend, 3 weitere hatten keine angesaugten Zitzen mehr, aber offene Vaginalöffnungen. Diese Befunde ergeben für die Gegend von Zürich eine Fortpflanzungszeit von Ende März bis Ende September. Sie kann jedoch in bestimmten Jahren früher beginnen oder bis in den Oktober verlängert werden.

Bei den Männchen macht die Grösse und die Aktivität der Hoden und *vesicula seminales* einen jahreszeitlichen Zyklus durch. Ausserhalb der Fortpflanzungszeit werden keine Spermien gebildet und die Hoden schrumpfen zu

kleinen Kugeln zusammen. An den gefangenen Männchen wurden Länge und Breite der Hoden gemessen und unter dem Mikroskop auf Vorhandensein von Spermien und Spermatiden geprüft. Tabelle 7 zeigt die Beziehung zwischen der Hodenlänge und der Spermienbildung. Hoden bis zu 8 mm Länge enthalten keine vollausgebildeten Spermien. Spermatiden können in Hoden unter 5 mm Länge auftreten. Dies gilt für Jungtiere in der Zeit von Sommer bis Herbst. Alte Männchen haben zu Beginn der geschlechtlichen Aktivität im Frühjahr oft schon

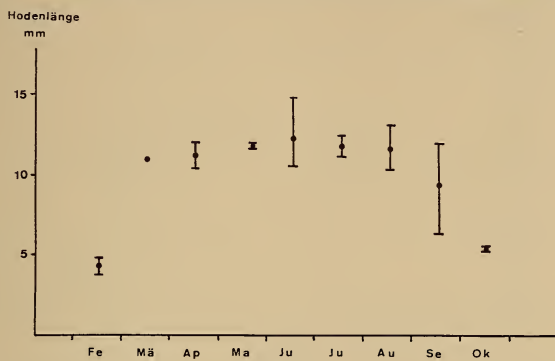


ABB. 12.

Arithmetisches Mittel und Variabilität der Hodenlänge von Rötelmäusen der Altersklassen IV und V auf der Göscheneralp.

grosse Hoden, in welchen vollentwickelte Spermien noch fehlen. Nach den Ergebnissen in Tabelle 7 können die männlichen Rötelmäuse in bezug auf die Hodenlänge in 3 Gruppen eingeteilt werden. Tiere mit Hodenlängen unter 8 mm sind nicht fortpflanzungsfähig. Mit Hodenlängen von 8—10 mm sind die Rötelmäuse in einer Uebergangsphase. Hoden, die mehr als 10 mm lang sind, enthalten reife Spermien. Die zeitliche Dauer der Hodenaktivität bei Rötelmäusen von der Göscheneralp geht aus der Abbildung 12 hervor. Es sind darin nur die überwinterten Männchen berücksichtigt. Die Hoden wachsen im März an und produzieren bis in den September reife Spermien. Im September setzt die Hodenrückbildung ein. Im Oktober ist die Hodenlänge auf 5 mm zurückgegangen, und es werden keine Spermien mehr gebildet. Alle jungen Männchen haben im September und Oktober Hoden von weniger als 5 mm Länge. Die Daten in den Monaten Februar bis Mai stammen von Männchen des Südhanges. Es ist möglich, dass die Hodenaktivität am Nordhang erst im April beginnt.

Die jahreszeitlichen Veränderungen der Hodengrößen verlaufen in den Populationen Wassen, Pfaffensprung, Unterägeri und Aegert gleich. Die Ergeb-

nisse sind in Abbildung 13 zusammengefasst. Der Beginn der Geschlechtsaktivität an diesen Orten konnte nicht bestimmt werden, da keine Fänge aus den Monaten Februar und März vorliegen. Von April bis August bilden alle adulten Männchen Spermien. Im September beginnt die Rückbildung der Hoden und gleichzeitig sterben die alten Männchen. Die angegebenen Hodenlängen im Monat Oktober stammen von Männchen der Altersklasse II und III. Alle sind inaktiv, auch jene, die im Sommer und frühen Herbst die Geschlechtsreife erlangt hatten. Für die



ABB. 13.

Arithmetisches Mittel und Variabilität der Hodenlänge von Rötelmäusen der Altersklassen IV und V (im Oktober II und III) an den Fangorten Pfaffensprung, Wassen, Aegert und Unterägeri.

beiden Populationen von Zürich stehen die Befunde von 1966 für den Uetliberg und von 1962/1963 für Adlisberg zur Verfügung (Abb. 14). In die Betrachtung wurden Männchen der III.—V. Altersklasse einbezogen. Im Februar 1966 hatten 6 Männchen reife Spermien, bei 7 weiteren wurden zahlreiche Spermatiden gefunden. Von März bis Oktober traten nur Männchen mit grossen Hoden und reifen Spermien auf. Für den Monat November sind von der Population Adlisberg Daten aus dem Jahr 1962 vorhanden. Von 2 älteren Tieren war eines geschlechtsreif, das andere hatte weder Spermien noch Spermatiden. Bei einem von drei jungen Männchen der I. Altersklasse liessen sich ebenfalls reife Spermien nachweisen. Sogar im Dezember bildete ein Männchen der III. Altersklasse noch Spermien. In der Umgebung von Zürich sind im Februar 1963 und 1966 die frühesten Männchen mit aktiven Hoden festgestellt worden. Einzelne Männchen mit reifen Spermien traten 1962 noch im November und Dezember auf. Da in der Gegend von Zürich auch im Winter einzelne Rötelmäuse Spermien bilden, ist der Beginn und das Ende der Fortpflanzungszeit in den männlichen Geschlechtsorganen nicht scharf begrenzt. Immerhin kann die Zeit von März bis Oktober als

die eigentliche Aktivitätszeit der Hoden angesehen werden, da in diesen Monaten alle alten Männchen Spermien bilden.

Die Dauer der Geschlechtsaktivität ist bei den Männchen länger als bei den Weibchen. Im Frühjahr sind die männlichen Gonaden etwa einen Monat vor den weiblichen aktiv. Das Vorhandensein von Spermien im Hoden bedeutet nicht, dass erfolgreiche Begattungen möglich sind. Bei der Ratte dauert es vom Auftreten der Spermien im Hoden bis zum ersten Erscheinen der Spermien in der Epididymis

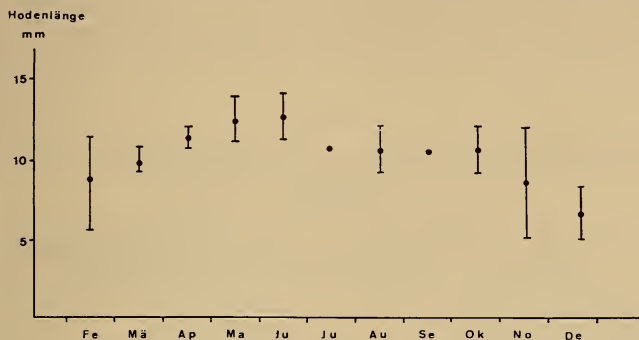


ABB. 14.

Arithmetisches Mittel und Variabilität der Hodenlänge von Rötelmäusen der Altersklassen III bis V an den Fangorten Uetliberg und Adlisberg.

16 Tage (ASDELL 1964). Auch unter Berücksichtigung einer Zeitspanne von 2—3 Wochen vom Beginn der Spermienbildung im Hoden bis zur Fähigkeit erfolgreicher Begattung sind die Männchen vor den Weibchen geschlechtsaktiv. Im Herbst fällt bei den Rötelmäusen das Einstellen der Spermienbildung mit dem Ende der letzten Trächtigkeiten zusammen. Trächtigkeiten treten also in einem kürzeren Zeitraum auf, als auf Grund der fortpflanzungsfähigen Männchen zu erwarten sind. Die Dauer der Fortpflanzungsperiode wird von den Weibchen bestimmt. SADLEIR (1969) diskutiert die Untersuchungen verschiedener Autoren über den Einfluss von Temperatur, Licht, Niederschlag und Nahrung auf die Dauer der Fortpflanzungsperiode bei Säugetieren. Die Ergebnisse sind widersprüchlich. Falls äussere Faktoren Beginn und Ende der Geschlechtsaktivität der Rötelmäuse bestimmen, kann mit der Annahme, dass weibliche Rötelmäuse einen höheren Schwellenwert für den auslösenden Faktor haben als die Männchen, der Unterschied in der Dauer der Geschlechtsaktivität erklärt werden. Bei Massenvermehrung und Fortpflanzung im Winter bestimmen nach ZEJDA (1962, 1964) Nahrungsfaktoren die Dauer der Fortpflanzungszeit.



## 8. WURFZAHL UND WURFGRÖSSE

Die Plazentanarben geben Aufschluss über die Zahl der Würfe, die ein Weibchen während einer Fortpflanzungszeit hervorbringt. Allerdings verschwinden die Plazentanarben mit der Zeit. Beim Braunen Lemming (*Lemmus trimucronatus*) sind maculae cyaneae 201 Tage nach der Geburt noch nachweisbar (MULLEN 1968). Bei einer Rötelmaus in Gefangenschaft fand ich 225 Tage nach einem Wurf keinerlei Spuren von Plazentanarben mehr. Es kann jedoch angenommen werden, dass die Plazentanarben während einer Fortpflanzungsperiode erhalten bleiben.

TABELLE 8

*Erreichte Wurfzahl von überwinterten und im gleichen Jahr geborenen Weibchen auf der Göscheneralp. Tr. = Trächtigkeit.*

	Anzahl überwinterner Weibchen in oder nach der			Anzahl im gleichen Jahr geborener Weibchen in oder nach der		
	1. Tr.	2. Tr.	3. Tr.	1. Tr.	2. Tr.	3. Tr.
Mai	3					
Juni	6					
Juli	3	6				
August	2	5	1	2		
September				1		
Oktober		1		1		

Die Bestimmung der Zahl der erfolgten Würfe mit Hilfe der Plazentanarben ist bis zu 3 Trächtigkeiten gut möglich. Bei höherer Wurfzahl sind die Narben der frühesten Implantationen so klein, dass nicht mehr sicher entschieden werden kann, von wieviel Würfen sie stammen. Die überwinterten und jungen Weibchen wurden auf Grund der Feten und Plazentanarben in Tiere, die sich in oder nach der ersten, zweiten oder dritten Trächtigkeit befanden (Tabellen 8—10), eingeteilt. Die Untersuchungen ergaben in keinem Weibchen Hinweise auf eine vierte Trächtigkeit. Auf der Göscheneralp (Tabelle 8) wurden bis Ende Juni nur Weibchen gefangen mit Anzeichen einer ersten Trächtigkeit. In den Monaten Juli und August waren die meisten Weibchen in der 2. Trächtigkeit oder hatten 2 Würfe hinter sich. Ein Weibchen war gegen Ende der Fortpflanzungszeit zum dritten Mal trächtig. Demnach werfen die überwinterten Rötelmäuse auf der Göscheneralp ein- bis dreimal; die meisten bringen es auf zwei Würfe. Die Dauer der Fortpflanzungszeit von  $3\frac{1}{2}$ —5 Monaten würde bei post partum-Begattung für 4—5 Würfe reichen. Post partum-Trächtigkeiten kommen selten vor. Nur drei säugende Weibchen waren gleichzeitig trächtig. Sie wurden im Juli in der Mitte

TABELLE 9

*Erreichte Wurfzahl von überwinterten und im gleichen Jahr geborenen Weibchen in den Populationen Wassen und Pfaffensprung. Tr. = Trächtigkeit.*

	Anzahl überwinterner Weibchen in oder nach der			Anzahl im gleichen Jahr geborener Weibchen in oder nach der		
	1. Tr.	2. Tr.	3. Tr.	1. Tr.	2. Tr.	3. Tr.
Mai	4					
Juni	2	1				
Juli			1	2		
August			1	3	4	
September			2	2	2	
Oktober		1		2		1

TABELLE 10

*Erreichte Wurfzahl von überwinterten und im gleichen Jahr geborenen Weibchen in den Populationen Uetliberg und Adlisberg. Tr. = Trächtigkeit.*

	Anzahl überwinterner Weibchen in oder nach der			Anzahl im gleichen Jahr geborener Weibchen in oder nach der		
	1. Tr.	2. Tr.	3. Tr.	1. Tr.	2. Tr.	3. Tr.
April	1					
Mai	10	4		1		
Juni	1	1		1		
Juli				1		
August				2		
September			1	2	1	
Oktober				1	1	
November					1	
Dezember				1		

der Fortpflanzungszeit gefangen. Junge Weibchen aus den ersten Würfen erreichen im August die Geschlechtsreife und können trächtig werden. Es muss angenommen werden, dass auf der Göscheneralp die jungen Weibchen bis zum Ende der Fortpflanzungszeit nur einen erfolgreichen Wurf durchbringen.

In den Populationen Wassen und Pfaffensprung (Tabelle 9) beginnt die Fortpflanzung früher als auf der Göscheneralp, so dass die meisten alten Weibchen bis im September dreimal werfen. Die ersten Jungen können im August/September das zweite Mal trächtig sein. Ein junges Weibchen hatte im Oktober auf Grund der Plazentanarben drei Würfe hinter sich.

Auf dem Uetliberg und Adlisberg (Tabelle 10) sind bereits im Mai viele Weibchen in der 2. Trächtigkeit. Bei Berücksichtigung der langen Fortpflanzungs-

zeit sollten bis Ende September 4 Würfe möglich sein. Vom Juli an nimmt jedoch die Zahl der überwinterten Rötelmäuse stark ab. Das alte Weibchen vom September hatte Plazentanarben von zwei Würfen. Dies bedeutet, dass die alten Weibchen dieser beiden Populationen früh im Jahr zweimal werfen, im Laufe des Sommers sterben und die wenigen bis im Herbst überlebenden Weibchen die Fortpflanzung drosseln. Die Jungtiere des Frühjahrs werden rasch geschlechtsreif und werfen vom Juni bis Oktober ein- bis zweimal.

Von den beiden Populationen Aegert und Unterägeri liegen nur wenige Daten über die Wurffolgen vor. Im April und Mai treten die ersten, ab Juni die zweiten Würfe auf. Nachweise für eine dritte Trächtigkeit fehlen.

TABELLE 11

*Arithmetisches Mittel der Embryonen- oder Fetenzahl bei trächtigen Rötelmäusen.  
n = Zahl der untersuchten trächtigen Weibchen.*

Population	n	Arithmetisches Mittel der Zahl der Embryonen oder Feten	Variabilität
Göscheneralp Südhang	9	4,00	2—5
Göscheneralp Nordhang	6	3,67	3—4
Wassen	8	4,50	3—6
Pfaffensprung	4	4,50	4—5
Unterägeri	1	4,00	
Uetliberg	12	4,25	3—6
Adlisberg	6	3,17	2—5
Aegert	3	4,33	3—5

Die Bestimmung der Wurfgrösse erfolgte aus der Zahl der Embryonen und Feten von trächtigen Weibchen. Eine zusätzliche Information lieferten die Plazentanarben früherer Würfe. Die an trächtigen Weibchen ermittelten Wurfgrössen sind in der Tabelle 11 aufgeführt. Unter Berücksichtigung der Plazentanarben ergaben sich teilweise Abweichungen. Diese sind auf den grossen Anteil von jungen Weibchen zurückzuführen, welche kleinere Würfe haben. In Tabelle 12 sind die Wurfgrössen für junge und überwinterte Weibchen getrennt aufgeführt. Die geringeren Würfe der jungen Tiere sind nach ZEJDA (1966) nicht altersmässig, sondern jahreszeitlich bedingt. Junge Weibchen werden erst gegen Ende der Fortpflanzungszeit trächtig, und im Herbst haben nach ZEJDA auch alte Weibchen kleinere Würfe als im Frühjahr oder Sommer. Die Wurfgrössen der überwinterten Weibchen in Tabelle 12 stimmen weitgehend mit den Werten in Tabelle 11 überein, die auf Zählungen von Embryonen oder Feten beruhen. Die Rötelmäuse der Göscheneralp haben kleinere Würfe als die Tiere in den tiefer gelegenen Populationen. Geringere Wurfgrössen bei Rötelmäusen im Gebirge fand auch ZEJDA (1966) in der Tschechoslowakei. In meinem Material lässt sich kein Zusammenhang

zwischen der Körpergrösse und der Wurfgrösse erkennen. Nach ZEJDA (1966) ist die Bestimmung der Wurfgrösse genügend genau, wenn der mittlere Fehler des arithmetischen Mittels 0,2 oder weniger beträgt. Da dies nur für die Populationen der Göscheneralp zutrifft, stellen die ermittelten Werte in Tabelle 12 die ungefähren Wurfgrössen dar. Die kleinen Würfe in der Population Adlisberg fallen völlig aus der Reihe. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob die Wurfgrösse in dieser Population dauernd so klein ist, oder ob es sich um eine zeitlich begrenzte, tiefe Vermehrungsrate handelt, die zufällig während der Untersuchungszeit 1962/63

TABELLE 12

*Arithmetisches Mittel der Wurfgrösse junger und überwinterter Weibchen auf Grund der Embryonen- oder Fetenzahl und der Plazentanarben.  $n$  = Zahl der untersuchten Trächtigkeiten,  $\bar{x}$  = Arithmetisches Mittel der Wurfgrösse,  $s_{\bar{x}}$  = mittlerer Fehler des Mittelwertes.*

Population	Mittlere Wurfgrösse junger Weibchen		Mittlere Wurfgrösse überwinterter Weibchen			Variabilität
	$n$	$\bar{x}$	$n$	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	
Göscheneralp S.	5	4,00	22	3,77	0,20	2—5
Göscheneralp N.			18	3,50	0,20	1—5
Wassen	12	3,92	5	4,60	0,75	2—6
Pfaffensprung	15	3,60	9	4,22	0,22	2—5
Unterägeri			8	4,63	0,26	4—6
Uetliberg			17	4,00	0,30	1—6
Adlisberg	14	3,15	6	3,17	0,48	1—6
Aegert	3	3,67	9	4,22	0,28	3—5

auftrat. Die mittlere Wurfgrösse auf Grund der Zahl der Embryonen, Feten und Plazentanarben ist für die beiden Populationen Göscheneralp  $3,65 \pm 0,15$  ( $n=40$ ), für die übrigen Populationen ohne Adlisberg  $4,25 \pm 0,15$  ( $n=48$ ). ZEJDA (1966) hat die geographische Variabilität der Wurfgrösse bei der Rötelmäuse in Europa zusammengestellt. Danach nimmt die Wurfgrösse der Rötelmäuse in Europa von Westen nach Osten zu und von Norden nach Süden ab. Die vorliegenden Ergebnisse bestätigen diese Regel.

Als Natalität bezeichne ich nach SCHWERDTFEGER (1968) die Zahl der Jungen, die ein Weibchen im Laufe seines Lebens erzeugt. Sie lässt sich aus der Wurfzahl und der Wurfgrösse bestimmen. Da aus der geringen Zahl der gefangenen weiblichen Rötelmäuse die Wurfzahl nicht genau ermittelt werden kann, lässt sich die Natalität nur schätzen. Auf der Göscheneralp haben die Rötelmäuse eine kleine Natalität. Die mittlere Wurfzahl ist etwas grösser als 2, da nur wenige Weibchen im Geburtsjahr trächtig werden und die überwinternden Tiere durchschnittlich 2 Würfe zustande bringen. Die mittlere Wurfzahl beträgt 3,5 bis 3,8 Junge. In der

Population Adlisberg ist die Natalität ebenfalls gering. Im Herbst geborene Weibchen werfen im folgenden Jahr zwei-bis dreimal. Junge Rötelmausweibchen des Frühjahrs erzeugen noch im gleichen Jahr ein bis zwei Würfe, aber nur wenige von ihnen überleben den Winter (Tabelle 13 und Abb. 15) und werfen im nächsten Jahr nochmals ein-bis zweimal. Im Mittel fallen auf ein Weibchen zwei bis drei Würfe mit einer mittleren Jungenzahl von 3,2 (Tabelle 12). In den Populationen Uetliberg, Aegert und Unterägeri ist die mittlere Zahl der Würfe ähnlich wie in der Population Adlisberg. Infolge der grösseren Jungenzahl (Tabelle 12) erreichen die Rötelmäuse eine höhere Natalität. Die grösste Nachwuchsrates ergibt sich für Rötelmäuse von Pfaffensprung und Wassen. Ein grosser Teil der jungen Weibchen wirft im ersten Jahr ein-bis zweimal 3,6 bzw. 3,9 Junge. Im zweiten Jahr zeugen die Weibchen zwei bis drei Würfe zu 4,2 bzw. 4,6 Jungen (Tabelle 12). Im Gegensatz zu den Ergebnissen der morphologischen Untersuchungen, die eine Aufteilung der Rötelmäuse in eine grosse alpine und eine kleine Form im Mittelland und in den Voralpen ergaben, lässt sich in bezug auf die Fortpflanzung eine Höhengruppierung erkennen. Die Rötelmäuse auf der Göschenalp haben eine kurze Fortpflanzungszeit von 4 Monaten und eine kleine Natalität. Bei den Tieren von Pfaffensprung und Wassen dauert die Fortpflanzungsperiode einen Monat länger und die Natalität ist gross. An den Fangorten Aegert, Uetliberg und Unterägeri erstreckt sich die Fortpflanzung über  $5\frac{1}{2}$  bis 7 Monate und die Natalität zeigt die Tendenz zu geringeren Werten als in den mittleren Lagen des Alpengebietes.

## 9. ZAHNWURZELWACHSTUM

Die Kenntnis der Fortpflanzungszeit gibt Aufschluss über das Alter der Rötelmäuse. In den Tabellen 13 bis 15 sind für jeden Monat die gefangenen Tiere mit der Wurzellänge des ersten unteren Molaren eingetragen. Die Anordnung der Rötelmäuse nach diesjährigen und überwinterten Tieren gibt ein übersichtliches Bild des Wurzelwachstums.

In den Populationen Adlisberg, Uetliberg und Aegert (Tabelle 13) haben die ältesten Rötelmäuse des 1. Jahres im September/Oktober Wurzellängen von 1,2—1,3 mm. Da an diesen Fangorten die Fortpflanzung im Monat April beginnt, sind diese Tiere etwa 6 Monate alt. Die Zahnwurzel wächst während des Sommers um 0,2 mm im Monat. Im April bis Mai des zweiten Jahres haben die ältesten Rötelmäuse 1,8—2,0 mm lange Wurzeln. Den Winter über erfolgte in sieben Monaten eine Zunahme von 0,6—0,8 mm, durchschnittlich 0,1 mm im Monat. Die Wurzellänge vergrössert sich während des Sommers schneller als im Winter. Den gleichen Befund erhält man aus den Tabellen 14 und 15. Die ältesten Rötelmäuse der Population Pfaffensprung und Wassen (Tabelle 14) erreichen in ihrem Geburtsjahr im Oktober 1,0 mm Wurzellänge. Da an diesen Orten die Fort-



TABELLE 13

*Molarwurzellängen der Rötelmäuse von Uetliberg, Adlisberg und Aegert.*  
*Zahlen = Anzahl der Tiere.*

Molarwurzel- länge in mm	Geburtsjahr										2. Jahr									
	Monat:			Ju	Ju	Au	Se	Ok	No	De	Monat:			Ma	Ap	Ma	Ju	Ju	Au	Se
Ap	Ma		Ja								Fe									
0	2	9	8	4	3	4	10	6	3											
0,1				2	1	1	1													
0,2			1	2	3	2	3													
0,3				1	2	3	1	1			1	1	1							
0,4				1	2		2			1		1	2							
0,5					1							1								
0,6			1	1						2		5			1					
0,7				1			1					6	2	1	1					
0,8				1		1						3		1	2					
0,9				1					1			1			2					
1,0						1	1					2			1					
1,1														1	1	1				
1,2						1	1							2	6	1				
1,3						1		1		1				2	1	1				
1,4												1		3	3	2				
1,5															3	1		1		
1,6															3	1			1	
1,7															5	1			1	
1,8															1				1	
1,9																				1
2,0																2			1	1
2,1																				
2,2																				1

pflanzung im Mai einsetzt, sind die Tiere 5 Monate alt. Die Wurzellängen wachsen im Monat um 0,2 mm. Sieben Monate später, im Mai des folgenden Jahres, ist die Wurzellänge auf 1,8 mm angestiegen, was einem mittleren monatlichen Zuwachs von 0,1 mm im Winter entspricht. Auf der Göscheneralp (Tabelle 15) erreichte eine Rötelmäus Ende August eine Wurzellänge von 0,8 mm. Der früheste Wurftermin, der am Südhang festgestellt wurde, ist Ende April. Demnach ist diese Rötelmäus 4 Monate alt und ihre Zahnwurzel hat im Monat um 0,2 mm zugenommen. Aus dem Frühjahr liegen von der Göscheneralp nur vereinzelte Tiere vor, so dass das Wurzelwachstum während des Winters nicht genau festgestellt werden kann. Im August des zweiten Jahres fallen vier Rötelmäuse mit den grossen Wurzellängen von 2,5—2,7 mm auf. Es wäre denkbar, dass diese Tiere 2 Jahre alt sind. Das mittlere monatliche Wachstum würde dann 0,1 mm betragen. Diese tiefe Wachstumsrate gilt allerdings für die übrigen Rötelmäuse von der Göscheneralp nicht, da sonst ihr Geburtstermin auf den Winter fällt. Setzt man die Geburt dieser vier Rötelmäuse auf Anfang Mai des vorhergehenden Jahres,

TABELLE 14

*Molarwurzellängen der Rötelmäuse von Pfaffensprung und Wassen.  
Zahlen = Anzahl der Tiere.*

Molarwurzel- länge in mm	Geburtsjahr								2. Jahr									
	Monat: Ma Ju		Ju	Au	Se	Ok	No	De	Ja	Fe	Mä	Ap	Ma	Ju	Ju	Au	Se	Ok
0		3	3	3	23	18												
0,1			2	1	6	3												
0,2				4		2												
0,3				2	1	1												
0,4				1	1	2												
0,5						1												
0,6					1	1												
0,7						1												
0,8						1												
0,9						2												
1,0						1							1					
1,1													2	1				
1,2													2					
1,3													1					
1,4													1					
1,5														1			1	
1,6													1	2				
1,7													1	2	3	1		
1,8													2		1	2		
1,9																	1	
2,0																1	3	
2,1																1	1	
2,2																		
2,3																		
2,4																1		

so ergibt sich ein Alter von 16 Monaten. Unter der Annahme, dass während sechs Wintermonaten der Wurzellängenzuwachs 0,1 mm und in den Sommermonaten 0,2 mm beträgt, ergibt sich eine Wurzellänge von 2,6 mm, was den gemessenen Werten entspricht. Ein Alter von 2 Jahren ist jedoch nicht vollständig auszuschliessen, falls die Zahnwurzeln im zweiten Sommer nur noch wenig wachsen. PRYCHODKO (1951) und ZEJDA (1961) vermuten, dass das Wurzelwachstum mit zunehmendem Alter langsamer wird. Nach den Werten in Tabelle 13—15 ist jedoch der Wurzelzuwachs bei überwinterten Tieren während des Sommers gleich rasch wie bei Jungtieren im ersten Sommer. Im vorliegenden Material kann die Wurzellänge aller Tiere mit der Annahme erklärt werden, dass die Länge der Molarenwurzeln während des Sommerhalbjahres um 0,2 mm, während des Winters um 0,1 mm im Monat zunimmt. Für die Bestimmung des genauen Zuwachswertes und für die Feststellung der Dauer des verlangsamten Wachstums während des Winters ist weiteres Untersuchungsmaterial nötig. Der durch-

TABELLE 15

*Molarwurzellängen der Rötelmäuse von der Göscheneralp.*  
*Zahlen = Anzahl der Tiere.*

Molarwurzellänge in mm	Geburtsjahr							2. Jahr									
	Monat:							Ja	Fe	Mä	Ap	Ma	Ju	Ju	Au	Se	Ok
0	8	17	22	11	10		1										
0,1			4	7													
0,2			4	3	2												
0,3				2	3												
0,4								2									
0,5																	
0,6								2	1								
0,7																	
0,8			1		1					1							
0,9								1									
1,0										1	2						
1,1										1	2	2					
1,2										1	1	2					
1,3											1	1					
1,4												7	6	1			
1,5												2	3				
1,6												5	2	2	1	1	
1,7												2	2		1		
1,8													1	2	2	1	
1,9												2	1	2			
2,0													1	1			
2,1												1		2			
2,2															1		
2,3																	
2,4																	
2,5															2		
2,6															1		
2,7															1		

schnittliche monatliche Wurzelzuwachs von 0,15 mm für einjährige Tiere entspricht den Angaben von WASILEWSKI (1952) und ZEIDA (1961). Während die Verlangsamung des Körperwachstums im Winterhalbjahr durch WASILEWSKI (1952), BERGSTEDT (1965), KUBIK (1965), SCHWARZ et al (1964), HAITLINGER (1965) nachgewiesen wurde, ist über die Hemmung des Zahnwurzelwachstums im Winter nur wenig bekannt, PRYCHODKO (1951) gibt als monatliche Wachstumsrate 0,18 mm im ersten Jahr und 0,14 mm im zweiten Jahr an. Er macht aber keine Angaben über jahreszeitliche Unterschiede. GRUBER (1966), GRUBER und KAHMANN (1968) haben den Zahnwurzelzuwachs im Winter eingehend untersucht und gegenüber dem Sommer verzögertes Wachstum festgestellt. Nach HYVAERINEN (1969) ist im Winter die Aktivität der alkalischen Phosphatase, die für den Verknöcherungsprozess wichtig ist, stark herabgesetzt.

## 10. ALTERSZUSAMMENSETZUNG UND GENERATIONENFOLGE

An der Gruppierung der Tiere nach den Wurzellängen in den Tabellen 13—15 erkennt man die Altersgliederung in den Populationen. An den Fangorten Uetliberg, Adlisberg und Aegert (Tabelle 13) treten in den Monaten September bis November drei Altersstufen auf: alte, überwinterte Tiere mit 1,9—2,1 mm Wurzellängen, Tiere mittleren Alters mit Molarenwurzeln zwischen 0,7 bis 1,3 mm und Jungtiere mit Wurzellängen bis 0,4 mm. Alte Rötelmäuse wurden nur noch im

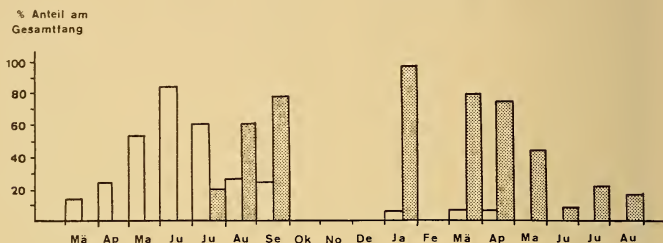


ABB. 15.

Prozentualer Anteil der Frühlings- und Herbstgeneration an den monatlichen Gesamtfängen in den Populationen Uetliberg, Adlisberg und Aegert.  
 □ Frühlingsgeneration      ▨ Herbstgeneration.

September gefangen, so dass im Herbst die Populationen vorwiegend aus den im Frühjahr geborenen Tieren und den Jungen vom Spätsommer und Herbst bestehen. Im Frühjahr überwiegen die Rötelmäuse, die im Spätsommer und Herbst des Vorjahres geboren wurden. Sie haben im Februar 0,3—1,0 mm lange Zahnwurzeln. Rötelmäuse aus dem vorjährigen Frühling sind nur noch vereinzelt vorhanden, je ein Tier im Februar, März und Mai mit Zahnwurzeln von 1,4, 1,8 und 2,0 mm. Die alten Rötelmäuse haben in den Monaten Juni bis August eine mittlere Wurzellänge von 1,52 mm ( $n=13$ ). Unter der Annahme eines mittleren monatlichen Wurzelzuwachses von 0,15 mm sind die Tiere 10 Monate alt. Sie stammen aus dem Herbst des Vorjahres. In den Populationen Uetliberg, Adlisberg, Aegert lassen sich Frühlings- und Herbstgeneration unterscheiden (Abb. 15). Die Jungen des Frühjahrs wachsen rasch und erzeugen die Herbstgeneration. Im Winter stirbt der grösste Teil der Frühjahrstiere, so dass im nächsten Frühling der Bestand fast ausschliesslich von der Herbstgeneration gestellt wird, welche die neue Frühlingsgeneration hervorbringt. Von Juli an geht die Zahl der alten Herbsttiere zurück. Sie sind an der Bildung der neuen Herbstgeneration nur in geringem Mass beteiligt, wie in der Untersuchung der Wurfzahlen festgestellt wurde.

In den Populationen Pfaffensprung und Wassen (Tabelle 14) ist die Unterteilung in Frühlings- und Herbstgeneration nicht möglich, weil die Fortpflanzungszeit kürzer ist und die Würfe in der zweiten Hälfte der Fortpflanzungsperiode sowohl von alten Rötelmäusen wie von jungen Weibchen des Frühjahrs stammen. Das Mittel der Zahnwurzellänge alter Tiere in den Monaten Juni bis August beträgt 1,74 mm ( $n=16$ ). Bei einer monatlichen Zunahme von 0,15 mm entspricht dies einem mittleren Alter von  $11\frac{1}{2}$  Monaten. Die Mehrheit der überwinterten Tiere stammt vom Juli bis August des Vorjahres.

Auf der Göscheneralp (Tabelle 15) sind im Herbst vorwiegend Jungtiere vom Juli/August zu finden und nur wenige Tiere aus Monaten Mai/Juni, dem

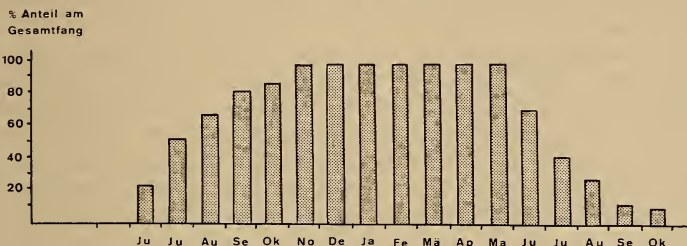


ABB. 16.

Prozentualer Anteil der Rötelmäuse einer Fortpflanzungsperiode an den monatlichen Gesamtfängen auf der Göscheneralp.

Beginn der Fortpflanzungszeit. Die mittlere Zahnwurzellänge der alten Tiere in den Monaten Juni bis August ist 1,63 mm. Dies gibt bei dem angenommenen monatlichen Wurzelzuwachs von 0,15 mm ein Alter von 11 Monaten. Vom Juli bis Anfang September geborene Rötelmäuse bilden den grössten Teil der Elternpopulation im folgenden Jahr. Rötelmäuse, die im Frühjahr geboren werden, tragen gegen Ende der Fortpflanzungszeit nur geringen Teil zur Vermehrung bei. In einem Jahr wird auf der Göscheneralp eine Generation gebildet (Abb. 16).

Als Höchstwerte wurden in den untersuchten Populationen folgende Zahnwurzellängen gefunden: Uetliberg und Adlisberg 2,0 mm, Aegert, 2,2 mm, Wassen 2,1 mm, Unterägeri und Pfaffensprung 2,4 mm und Göscheneralp 2,7 mm. Diese Werte entsprechen einem Alter von 13 Monaten für die ältesten Tiere von Uetliberg und Adlisberg, von 16 Monaten für die älteste Rötelmaus von der Göscheneralp. Das durchschnittlich erreichte Alter ist für überwinterte Rötelmäuse der Göscheneralp knapp 1 Jahr, für die Tiere von Pfaffensprung etwa 1 Jahr. In den Populationen Uetliberg/Adlisberg/Aegert dürfte das mittlere Alter adulter Tiere für die Frühlingsgeneration  $\frac{1}{2}$  Jahr, für die Herbstgeneration  $\frac{3}{4}$  Jahre sein.



## 11. DISKUSSION

In dieser Arbeit wurde die Morphologie der Rötelmäuse unter besonderer Berücksichtigung der Höhenlage und des Mikroklimas der Fangorte untersucht. Es ist zu überlegen, ob nicht noch andere Faktoren, wie Jahreszeit und Populationsdichte, die Körper- und Schädelgrösse beeinflussen. GRUBER (1966) sowie GRUBER und KAHMANN (1968) fanden zu verschiedenen Jahreszeiten Unterschiede in der Grösse der Rötelmäuse, doch sind sie wohl auf den unterschiedlichen Anteil von Jungtieren in der Population zurückzuführen. HAITLINGER (1965) und KUBIK (1965) untersuchten für jede Altersklasse die Schwankungen der Körper- und Schädelgrösse innerhalb eines Jahres und zwischen verschiedenen Jahren und erhielten positive Befunde. In meiner Untersuchung sind solche Variationen weitgehend ausgeschaltet worden, da nur alte Rötelmäuse in die Auswertung einbezogen wurden, die, mit Ausnahme der Tiere vom Uetliberg, aus mehreren Jahren stammen und in den gleichen Jahreszeiten gefangen wurden. Der Zusammenbruch einer Population im Herbst hat Änderungen in der Alterszusammensetzung zur Folge (Stein 1956), dagegen ist ein Einfluss der Dichte auf die Morphologie der Rötelmäuse nicht bekannt. In keiner der von mir untersuchten Population war die Dichte übermässig gross; in den Populationen Aegert und Wassen war sie gering. Ein Einfluss der Populationsdichte auf die Körpergrössen ist in meinem Material nicht nachzuweisen.

Die morphologischen Untersuchungen ergeben, dass die Rötelmäuse zwei Formen angehören, die in Grösse und Färbung voneinander getrennt sind. Die alpinen Rötelmäuse von Pfaffensprung, Wassen und Göscheneralp gehören zur Unterart *Clethrionomys glareolus nageri*. Die Tiere von Unterägeri und aus der Umgebung von Zürich sind Vertreter der Unterart, die das Mittelland und die Voralpen besiedelt. Nun fragt es sich, ob sie der Unterart *Clethrionomys glareolus helveticus* oder *Clethrionomys glareolus vesanus* zuzuordnen sind. Freundlicherweise hat mir Herr Dr. A. Meylan eine Serie Rötelmäuse von Nyon, Chésereux, St. Cergue (Kt. Waadt) zu Vergleichszwecken zur Verfügung gestellt. Die Rötelmäuse dieses Gebietes stellt MILLER (1912) zu *C. g. helveticus*. In der Färbung konnte ich keine Unterschiede zwischen den Tieren des Kantons Waadt und den Rötelmäusen von Zürich feststellen. Weitere Aufschlüsse ergeben die Schädelmasse. In der Tabelle 16 sind die arithmetischen Mittel von Schädelmessungen, die verschiedene Autoren ausgeführt haben, zusammengestellt. Auf die Berücksichtigung äusserer Masse musste verzichtet werden, da die Angaben nicht vergleichbar sind. MILLER (1900, 1912) gibt Kopf-Rumpf-Mittelwerte für *C. g. helveticus* an, die in verschiedenen Populationen von 93,75 mm (Montauban) bis 114,4 mm (Genf) schwanken. Meine Messungen nahm ich an Rötelmäusen der Altersklassen IV und V vor. Für die Messdaten von MILLER (1912) aus den Kantonen Waadt

TABELLE 16

*Arithmetische Mittel in mm von Schädelmerkmalen von Rötelmäusen aus der Südwestschweiz und vom Alpenordrand.*

Herkunft Autor	Kt. Waadt und Genf MILLER (1912)	Kt. Waadt eigene Messungen	Uetliberg eigene Messungen	Aegert eigene Messungen	Voralberg GRUBER und KAHMANN 1968	Liechtenstein GRUBER und KAHMANN 1968
Zahl der untersuchten Tiere	10	17	32	19	—	—
Condylbasallänge	24,52	24,82	24,66	24,23	24,44	24,36
Jochbogenbreite	13,74	13,72	13,76	13,56	13,60	13,44
Interorbitalbreite	3,88	4,02	3,96	3,90	—	—
hintere Schädelbreite	11,56	11,77	11,68	11,45	11,63	11,66
Nasallänge	7,08	7,22	7,20	7,03	6,89	7,06
Diastema	7,12	7,16	7,21	6,84	6,87	6,87
obere Molarenreihe	5,38	5,74	5,50	5,73	5,04	4,96

und Genf wurden die Tiere mit einer mittleren oder langen Molarenwurzellänge berücksichtigt. Die Werte von Vorarlberg und Liechtenstein stammen von alten Tieren. Sie sind der Arbeit von GRUBER und KAHMANN (1968) entnommen. Die Werte aller Populationen in der Tabelle 16 stammen somit von adulten Rötelmäusen. Bedenkt man, dass das Material aus verschiedenen Landesteilen stammt, und die Messungen von verschiedenen Autoren vorgenommen wurden, so sind die Unterschiede erstaunlich klein. Die Rötelmäuse von Zürich lassen sich weder in der Färbung noch in den Schädelmassen von Tieren der Westschweiz unterscheiden und gehören somit zur Unterart *C. g. helveticus*. Da auch die Rötelmäuse von Vorarlberg und Liechtenstein weder in der Färbung (BAUER, KRAPP, SPITZENBERGER 1967) noch in den Schädelmassen (Tabelle 16) von den Rötelmäusen des Schweizerischen Mittellandes getrennt werden können, müssen sie ebenfalls als *C. g. helveticus* bezeichnet werden, wie es VON LEHMANN (1962) für die Rötelmäuse des Fürstentums Liechtenstein getan hat. In der Tabelle 16 kommt ein beachtlicher Unterschied in der Länge der oberen Molarenreihe zwischen den Populationen Vorarlberg/Liechtenstein und den übrigen Populationen zum Ausdruck. Dieser Unterschied ist zufällig oder auf eine andere Messmethode zurückzuführen, denn BAUER, KRAPP und SPITZENBERGER (1967) fanden im Vorarlberg mittlere Werte von 5,6 bis 5,8. Da diese Autoren die Rötelmäuse von Vorarlberg zu *C. g. vesanus* stellen, ist nach meiner Auffassung die Unterart *vesanus* identisch mit *helveticus*. GRUBER und KAHMANN (1968) fanden geringe Unterschiede zwischen Rötelmäusen von Vorarlberg/Liechtenstein und Tieren von weiter östlich liegenden Alpengebieten. Sie erachten den Unterschied als zu gering, um eine Unterarttrennung vorzunehmen und bezeichnen *C. g. vesanus* als Synonym der ostalpinen Rötelmaus *C. g. ruttneri*. Somit fallen die drei Unterarten *C. g. helveticus*, *C. g. vesanus* und *C. g. ruttneri* zusammen und der Name *C. g. helveticus* hat nach der Prioritätsregel Gültigkeit. Untersuchungen der Rötelmäuse in vertikaler Richtung vom Alpenvorland bis ins Hochgebirge durch PRYCHODKO (1951) in den Ostalpen, CLAUDE (1967) und die vorliegende Arbeit in den Westalpen ergeben eine gute Unterscheidung zwischen einer grossen, dunklen, alpinen Form und einer kleinen, hellergefärbten Rötelmaus am Alpennordfuss. Nördlich und östlich davon schliessen sich die noch kleineren Unterarten *C. g. glareolus* und *C. g. isticus* an.

Die Grössenmasse adulter Tiere vom Königssee (PRYCHODKO 1951) übertreffen die Masse der Rötelmäuse von der Göscheneralp. GRUBER und KAHMANN (1968) betonen ebenfalls, dass Rötelmäuse dieses Gebietes höhere Werte aufweisen als benachbarte Populationen, ohne aber die Dimensionen der von PRYCHODKO gemessenen Tiere zu erreichen. Die Tiere dieses Gebietes haben zudem eine dunkle Färbung. Nach den Daten dieser Autoren lassen sie sich morphologisch nicht von *C. g. nageri* unterscheiden. Die Grenze der Verbreitung von *C. g. nageri* verschiebt sich damit weiter nach Osten. Auf Grund der bisherigen

Kenntnisse der alpinen Rötelmäuse lassen sich nur zwei gut voneinander unterscheidbare Formen erkennen: Die grosse alpine Rötelmaus *C. g. nageri* besiedelt weite Gebiete der Westalpen bis ins Brennergebiet (VON WETTSTEIN 1954) und kommt in den Ostalpen nur noch isoliert in einzelnen hochgelegenen Gebieten vor (Bsp. Königsseegebiet, PRYCHODKO 1951, GRUBER und KAHMANN 1968). Die kleinere, hellere Form *C. g. helveticus*, die in Körper- und Schädelmassen zwischen den alpinen Rötelmäusen und den unterarten *glareolus* und *istericus* steht, lebt im Westen nur am Nordfuss der Alpen und in den Voralpen, hat aber in den Ostalpen die Gebirge bis in grosse Höhen erobert. Beispiele sind die Populationen vom Patscherkofel und aus den Oberösterreichischen Alpen (GRUBER und KAHMANN 1968).

Während sich die Rötelmäuse vom südwestlichen Teil des Juras (St. Cergue, Nyon) weder in der Färbung noch in den Schädeldimensionen (Tabelle 16) von den Tieren aus der Umgebung von Zürich unterscheiden, sind die Rötelmäuse des zentralen und nordwestlichen Juras durch eine auffallend rote Rückenfärbung gekennzeichnet. MILLER (1912) führt unter *C. g. helveticus* vier Tiere aus Bioux (Vallée de Joux, Kt. Waadt) an, ohne auf ihre Färbung besonders hinzuweisen. Eine Rötelmausserie von La Burtignière im gleichen Gebiet, die von Herrn Dr. A. Meylan gesammelt wurde, war in der Färbung leuchtend rot und daran leicht von den Rötelmäusen von St. Cergue und Nyon zu unterscheiden. Leider gehörten alle Tiere zu den Altersklassen I und II, so dass ein Vergleich in den Körper- und Schädelmassen nicht möglich war. GRUBER und KAHMANN (1968) betonten ebenfalls die flammend rotbraune Färbung der Jurarötelmäuse und weisen auf deren kurze Schwanzlänge hin. Wahrscheinlich gehören auch die von BAUER, KRAPP und SPITZENBERGER (1967) erwähnten Tiere aus Bonfol (Kt. Bern) im nordwestlichen Jura zu dieser roten Form. Ob es sich bei diesen Tieren um eine eigene Unterart handelt oder um eine lokale Farbvariante von *C. g. helveticus* oder *C. g. glareolus*, bedarf einer eingehenden Untersuchung.

Unterarten der Rötelmaus lassen sich in Gefangenschaft kreuzen (ZIMMERMANN 1950, STEVEN 1955, GODFREY 1958, RAUSCHERT 1963). Falls Bastarde zwischen *C. g. nageri* und *C. g. helveticus* in der Natur vorkommen, sind sie im untersuchten Gebiet zwischen den Orten Pfaffensprung und Unterägeri zu erwarten (Abb. 4). Die beiden Populationen von Pfaffensprung und Unterägeri zeigen noch keine Mischungsmerkmale (Tabellen 1 und 2, Abb. 5 und 6).

## 12. ZUSAMMENFASSUNG

An 540 schweizerischen Rötelmäusen aus Höhen zwischen 400 und 1700 m ü. M. wurde der Einfluss der Höhenlage und des Klimas auf die Morphologie und die Fortpflanzung festgestellt. Für die morphologische Untersuchung wurden 6 Körper- und 22 Schädelmerkmale berücksichtigt.

Die angewandten statistischen Methoden ergaben eine Aufteilung der Rötelmäuse in zwei morphologisch verschiedene Gruppen. Die Rötelmäuse des Alpengebietes gehören zur westalpinen Rötelmaus *Clethrionomys glareolus nageri*, die Tiere des Mittellandes und der Voralpen zur Unterart *C. g. helveticus*.

Die Unterschiede zwischen den beiden Unterarten können weder auf verschiedene Höhenverbreitung noch auf Klimaeinflüsse zurückgeführt werden. Innerhalb der Unterart *C. g. nageri* lässt sich eine Abnahme der Grösse mit zunehmender Meereshöhe feststellen. Alte Tiere von feuchten West- und Nordhängen sind grösser als Tiere von trockenen Südhängen.

Der Fang trächtiger und säugender Weibchen fällt im Mittelland (600 m) in die Zeit von Ende März bis Ende September. Unter günstigen Bedingungen können auch frühere und spätere Würfe stattfinden. In den Alpen dauert die Fortpflanzungszeit in 800 und 1200 m ü. M. von Mitte Mai bis Ende September, in 1700 m ü. M. von Mitte Mai bis Anfang September.

Bei den Männchen lassen sich Spermien in den Hoden einen Monat vor dem ersten Erscheinen trächtiger Weibchen feststellen. Das Ende der Spermienbildung fällt in die Zeit der letzten Würfe. Die Wurfgrösse ist in 1700 m ü. M. kleiner als in tieferen Lagen (Ausnahme Population Aldisberg).

Die Länge der Molarenwurzeln nimmt im Sommer stärker zu als im Winter. Der durchschnittliche Monatszuwachs ist ca. 0,2 mm im Sommer und 0,1 mm im Winter.

Die alpinen Rötelmäuse werden durchschnittlich älter als die Rötelmäuse des Mittellandes. In den Populationen der Gegend von Zürich lassen sich Herbst- und Frühlingsgeneration unterscheiden. Auf 1700 m ü. M. wird nur eine einzige Generation im Jahr gebildet.

Die Rötelmäuse des Mittellandes (Gegend von Zürich) und der Voralpen (Unterägeri) unterscheiden sich weder in der Färbung noch in den Schädelmassen von den Tieren der Westschweiz (Kt. Waadt). Nach den bisherigen Kenntnissen können die Unterarten *C. g. helveticus*, *C. g. vesanus* und *C. g. rutneri* nicht voneinander getrennt werden. Im zentralen und nordwestlichen Jura treten Rötelmäuse auf, die durch eine hellrote, breite Rückenfärbung von *C. g. helveticus* aus dem Mittelland und dem südwestlichen Jura (St. Cergue) abweichen.

#### RÉSUMÉ

L'influence de l'altitude et du climat sur la morphologie et la reproduction des campagnols roussâtres a été déterminée par l'examen de 540 individus capturés en Suisse à une altitude variant de 400 à 1700 m. Pour l'étude morphologique, on a tenu compte de 6 mensurations du corps et de 22 du crâne.

Les méthodes statistiques appliquées ont montré l'existence de deux groupes de campagnols roussâtres morphologiquement distincts. Les campagnols rous-



sâtres de la région alpine font partie des campagnols ouest-alpins de la sous-espèce *C. g. nageri*, les animaux du Plateau et des Préalpes appartiennent à la sous-espèce *C. g. helveticus*. Les différences entre les deux sous-espèces ne correspondent ni à la répartition en altitude ni à l'influence du climat. Dans la sous-espèce *C. g. nageri* on peut observer que la taille diminue lorsque l'altitude augmente. Les animaux adultes vivant sur les versants humides exposés à l'ouest et au nord sont plus grands que ceux vivant sur les versants secs exposés au sud.

La capture de femelles gravides et allaitantes se fait sur le Plateau à 600 m de fin mars à fin septembre. Dans les Alpes, à une altitude de 1700 m, la période de reproduction s'étend de la mi-mai au début de septembre. Le nombre des petits d'une nichée est moindre à 1700 m qu'à plus basse altitude (exception: population Adlisberg).

La longueur des racines des molaires augmente plus en été qu'en hiver. La croissance mensuelle moyenne est d'environ 0,2 mm en été et de 0,1 mm en hiver. Les campagnols roussâtres des Alpes atteignent en moyenne un âge supérieur à ceux du Plateau. Dans les populations de la région zurichoise, on peut distinguer une génération d'automne et une génération de printemps. A 1700 m, on ne voit se développer qu'une seule génération par an.

Les campagnols roussâtres du Plateau (région de Zurich) et des Préalpes (Unterägeri) ne diffèrent de ceux de la Suisse romande (Canton de Vaud) ni par la couleur, ni par les mesures du crâne. D'après les connaissances acquises jusqu'ici, les sous-espèces *C. g. helveticus*, *C. g. vesanus* et *C. g. ruttneri* ne peuvent être dissociées les unes des autres. Dans le centre et le nord-ouest du Jura, on trouve des campagnols roussâtres qui se distinguent du *C. g. helveticus* du Plateau et du sud-ouest du Jura (St.-Cergue) par une large bande rouge pâle sur le dos.

#### SUMMARY

The influences of altitude and climate on the morphology and reproduction of the bank vole *Clethrionomys glareolus* in Switzerland were investigated. Five hundred and forty specimens were caught at altitudes between 400 and 1700 meters. Six body and twenty-two skull measurements were involved in the investigation.

The statistical methods revealed two different morphological types. The big bank vole of the alpine region belongs to the subspecies *C. g. nageri*; the smaller animals in the prealpine and lower regions are members of the subspecies *C. g. helveticus*. The differences between the two subspecies are caused neither by altitude nor by climate. Within the subspecies *C. g. nageri* a trend exists to diminish body and skull size with rising altitude and on dry southwards directed slopes.

The period of reproduction at 600 meters lasts from the end of march until the end of september. It begins in the middle of may and ends at the beginning of september at 1700 meters. The litter size is smaller at 1700 meters than at lower

altitudes. The roots of the molars grow faster in the summer than in the winter. Alpine bank voles live longer. At 1700 meters there is only one generation a year, at 400 and 600 meters a spring and a fall generation is recognised.

The bank voles of the surroundings of Zurich and the prealpine region cannot be distinguished in coloration and skull size from voles of south-western Switzerland. The comparison of the results with the dates of other authors does not support the separation of the three subspecies *C. g. helveticus*, *C. g. vesanus* and *C. g. ruttneri*. A bank vole, with a larger and brighter red color stripe on the back than *C. g. helveticus*, exists in the central and north-western parts of the Jura.

### 13. LITERATUR

- ASDELL, S. A. 1964. *Patterns of mammalian reproduction*. 2nd edition. Cornell University Press, Ithaca, N.Y.
- BAUER, K., F. KRAPP und F. SPITZENBERGER. 1967. *Säugetiere aus Vorarlberg*. Ann. Naturhistor. Mus. Wien 70: 55-71.
- BAUMANN, F. 1949. *Die freilebenden Säugetiere der Schweiz*. Huber, Bern.
- BERGSTEDT, B. 1965. *Distribution, reproduction, growth and dynamics of the rodent species Clethrionomys glareolus (Schreber), Apodemus flavicollis (Melchior) and Apodemus sylvaticus (Linné) in Southern Sweden*. Oikos 16: 132-160.
- BURG, G. von. 1922. *Die Rötelmaus*. Tierwelt 23; Nr. 22.
- 1923. *Die Rötelmaus der Schweiz*. Zoologica palaeartica 1: 64-67.
- CLAUDE, C. 1967. *Morphologie und Altersstruktur von zwei schweizerischen Rötelmauspopulationen, Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780)*. Z. Säugetierkd. 32: 159-166.
- 1968. *Das Auftreten langschwänziger alpiner Formen bei der Rötelmaus Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780), der Waldspitzmaus Sorex araneus Linné, 1758 und der Zwergspitzmaus Sorex minutus Linné, 1766*. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 113: 29-40.
- ELLERMAN, J. R. 1940. *The families and genera of living rodents*. Vol. I, British Museum, London.
- ELLERMAN, J. R. and T. C. S. MORRISON-SCOTT. 1951. *Checklist of palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946*. British Museum, London.
- FATIO, V. 1862. *Description d'une nouvelle espèce d'Arvicola, le Myodes bicolor*. Rev. Mag. Zool. Genève.
- 1867. *Les campagnols du bassin du Léman*. Genève, Ass. zool. du Léman.
- GODFREY, J. 1958. *The origin of sexual isolation between bank voles*. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh 27: 47-55.
- GRUBER, U. 1966. *Biometrische Untersuchungen an alpinen Rötelmäusen (Clethrionomys glareolus Schreber, 1780)*, Dissertation Univ. München.
- GRUBER, U. und H. KAHMANN. 1968. *Eine biometrische Untersuchung an alpinen Rötelmäusen (Clethrionomys glareolus Schreber, 1780)*. Säugetierkd. Mitt. 13: 310-338.
- HAITLINGER, R. 1965. *Morphological analysis of the Wroclaw population of Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780)*. Acta theriol. 10: 243-272.